Pr 260 C 3

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

1) MÉMOIRES

DU

MUSÉUM NATIONAL

D'HISTOIRE NATURELLE

2) C

3) Sciences de la Terre

4) 16

5) 1965 68

7 564020 6

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

MÉMOIRES

DU

MUSÉUM NATIONAL

D'HISTOIRE NATURELLE

PARIS
ÉDITIONS DU MUSÉUM
38, rue Geoffroy-Saint-Hilaire (V^e^)

1967

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

TABLE DES MATIÈRES

Fascicule 1

D.-E. Russell et D. Sigogneau. Étude de moulages endrocraniens de mammifères paléocènes 1–36

Fascicule 2

D.-E. Russell. Le paléocène continental d'Amérique du Nord..... 37–99

Fascicule 3

J.-P. Cuif. Étude ontogénique de quelques Madréporaires *Caryophyllidae* actuels et fossiles 101–156

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

MÉMOIRES
DU
MUSÉUM NATIONAL
D'HISTOIRE NATURELLE

Série C
TOME XVI
FASCICULE 1

Donald E. RUSSELL
et
Denise SIGOGNEAU

ÉTUDE DE MOULAGES ENDOCRANIENS DE MAMMIFÈRES PALÉOCÈNES

PARIS
ÉDITIONS DU MUSEUM
38, rue Geoffroy-Saint-Hilaire (Ve)

1965

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

MÉMOIRES DU MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE

Série C, tome XVI, fasc. 1.

ÉTUDE DE MOULAGES ENDOCRANIENS DE MAMMIFÈRES PALÉOCÈNES

par

Donald E. RUSSELL et Denise SIGOGNEAU

SOMMAIRE

La description des moulages endocraniens d'*Arctocyon*, *Arctocyonides* et *Pleuraspidotherium* est basée en partie sur du matériel nouveau trouvé dans les gisements thanétiens (Paléocène supérieur) de France. La comparaison de ces moulages avec ceux dc formes fossiles et actuelles confirme la classification de *Pleuraspidotherium* parmi les Condylarthes, mais indique pour *Arctocyon* et *Arctocyonides* une affinité plus créodonte que condylarthre, contrairement à certaines suggestions récemment émises.

INTRODUCTION

Grâce essentiellement aux travaux de T. EDINGER, il n'est plus nécessaire, pour le paléontologiste qui se hasarde dans le domaine de la paléoncurologie, de tenter de se justifier. L'intérêt et la portée des moulages endocraniens fossiles ont été adéquatement prouvés par cet auteur (voir aussi C. DECHASEAUX, 1964), leurs limitations restant d'autre part suffisamment présentes à l'esprit pour qu'il ne soit pas nécessaire d'y insister.

Bien que les moulages endocraniens soient rares, on en connaît pour au moins dix Mammifères paléocènes. Trois d'entre eux ont été figurés et décrits par EDINGER dans son travail classique de 1929 *(Pleuraspidotherium, Arctocyon* et *Periptychus)*; trois autres furent figurés, mais très brièvement décrits : celui d'une chauve-souris (EDINGER, 1964), de *Pantolambda* et *Leptolambda* (EDINGER, 1956); enfin trois autres — *Apternodus*,

MUSEUM D'HIST. NATUR.

Source : MNHN, Paris

plus deux Carnivores — n'ont été que mentionnés (Edinger, 1964), leur description restant attendue. Aucun d'entre eux n'a fait l'objet d'une étude aussi détaillée que celle tentée ici pour *Pleuraspidotherium*, *Arctocyon* et *Arctocyonides*, étude basée, au moins pour une part, sur du matériel nouveau (1).

La technique adoptée pour réaliser les moulages artificiels étudiés ici comporte l'utilisation d'un produit souple traité à froid (2). Ce produit a le grand avantage de présenter une flexibilité élevée et une cohésion qui diminuent les risques de cassure, à la fois pour le moulage et le support original, pendant l'extraction du premier. Les moulages ainsi obtenus ont livré de très fins détails.

(1) Tous les échantillons à partir desquels les moulages ont été pris se trouvent dans les collections du Muséum d'Histoire Naturelle de Paris.

(2) Ce produit est un caoutchouc synthétique, FMC n° 201, fabriqué par Smooth-On Manufacturing Company, 572 Communipaw Avenue, Jersey City 4, N.J., U.S.A.

Source : MNHN, Paris

DESCRIPTIONS

Arctocyon primaevus de Blainville 1841

Matériel.

Moulage naturel (A_1) extrait du crâne du spécimen type (CRL 956, provenant du gisement de La Fère, d'âge Paléocène supérieur) par un certain M. Stahl sous la direction de P. Gervais. Pour ce faire il a scié le crâne en trois points : transversalement au niveau de la constriction postorbitaire et en avant de la racine postérieure de l'arcade zygomatique, longitudinalement sur la ligne médiane. Le crâne fut ensuite recollé, et on ne sait pas si la moitié droite du moulage est ou non encore en place. Edinger (1964, p. 8) écrit que ce crâne a été scié longitudinalement selon une ligne oblique vers l'arrière et latéralement. Or ceci ne nous semble pas être le cas; tout au plus peut-on admettre que le sinus veineux longitudinal dorsal a été éliminé lors du sciage; mais cette moitié originale, jointe à la moitié artificielle restaurée par symétrie, forme un tout cohérent et probablement assez proche de la réalité, la déformation subie au cours de la fossilisation étant légère ou nulle. De même l'absence de vermis et des deux troncs nerveux antérieurs (II; III, IV, V_1, VI) apparait due, non à une maladresse du technicien lors du sciage, mais à une cassure soit pendant, soit après l'extraction, la surface correspondante ayant été ensuite aplanie artificiellement.

Ces faits sont supportés par la comparaison avec un autre moulage (A_2) (1), artificiel cette fois, et réalisé par les auteurs à partir du crâne d'*Arctocyon* récemment découvert (CR 700) dans le gisement paléocène supérieur de Berru (Marne). Ce moulage, non déformé, complète avantageusement le premier. Mais celui-ci, là où il est intact (2), présente de façon beaucoup plus nette les irrégularités naturelles de la surface endocranienne. Sur A_2 la plupart des traits sont plus atténués, les sillons et dépressions généralement moins profonds et moins nombreux que sur A_1. Ceci peut être dû à une correspondance moins étroite entre la paroi cranienne et la surface cérébrale (3) résultant, par exemple, de méninges plus épaisses. Mais il peut s'agir aussi d'une variation individuelle ; Edinger (1948, p. 2) fait remarquer l'extrême variabilité pratiquement de chaque détail sur les cerveaux actuels et même d'un hémisphère à l'autre du même cerveau (1948, p. 24). Comme les deux spécimens paraissent, d'après leur dentition, avoir été pleinement adultes, cette variabilité ne peut en tout cas être attribuée à une différence d'âge individuel; peut-être une légère différence d'âge géologique entre les deux spécimens y est-elle pour quelque chose : A_1 serait stratigraphiquement le plus ancien.

---

(1) Les désignations A_1 et A_2 sont limitées à cette étude et ont pour seul but d'alléger les descriptions.

(2) Un examen microscopique de la surface révèle une distinction généralement assez nette entre les zones endommagées pendant ou après l'extraction, et celles qui furent préservées intactes, telles qu'elles étaient au contact de la paroi osseuse.

(3) Cette correspondance serait la plus étroite chez les petits Mammifères.

Source : MNHN, Paris

Aspect général.

Il frappe par son allongement, dû surtout à la disposition linéaire des différentes parties de l'encéphale, à savoir bulbes, hémisphères cérébraux et cervelet; également par la position du point de largeur maxima, situé au niveau de la formation floculaire; enfin par la faible hauteur du télencéphale, qui ne dépasse pas dorsalement le cervelet en vue latérale.

Mesures.	A_1	A_2
longueur maxima (bord postérieur du vermis — bord antérieur des bulbes olfactifs)	env. 32	33 mm
largeur maxima des hémisphères cérébraux (canal sinusaire exclu)		85
longueur des bulbes plus pédoncules		env. 25
longueur du néopallium	28	33
longueur du cerveau moyen plus cervelet		env. 30
largeur maxima du cervelet	env. 41	env. 48

Rhinencéphale.

Les bulbes olfactifs, pratiquement absents sur le moulage de Gervais — on n'en a guère que la base et les longs pédoncules — sont complets sur le nouveau : ils sont remarquablement allongés, accolés l'un à l'autre sur les 2/3 postérieurs de leur longueur; ils divergent légèrement sur leur tiers antérieur et se prolongent par les fibres olfactives distribuées uniquement sur leurs bord et face antérieurs (1). Cette face antérieure est haute car les bulbes ont en vue latérale un contour triangulaire à base antérieure. La face latérale est légèrement convexe, comme l'est la face dorsale, le bulbe droit est d'ailleurs plus convexe que le gauche. Sur la face latérale de celui-ci est visible une empreinte allongée, disposée plus ou moins verticalement. Cette trace correspond à un sillon bien net sur le crâne. Mais en raison d'une cassure de celui-ci, il n'a pas été possible de suivre ce sillon jusqu'à une éventuelle ouverture extérieure. Cependant la position du trou ethmoïdien par rapport au dit sillon est telle qu'il est facile de reconstituer en esprit une liaison entre les deux. De sorte que cette trace pourrait représenter une assez grosse artère ethmoïdale externe (peut-être jointe à la veine et au nerf correspondants). On a également envisagé la possibilité d'avoir ici l'empreinte du nerf voméro-nasal, tel qu'il apparaît sur le cerveau de *Didelphis* figuré par Loo (1930, fig. 2) (mais qui manque sur la figure de Voris et Hoerr 1932, fig. 3). Pourtant la première interprétation nous paraît plus plausible.

Par ailleurs la surface dorsale des bulbes porte la trace de très fins vaisseaux. Ceux-ci sont mieux préservés à droite, où un tronc antérieur unique se divise en deux, à la naissance du bulbe : une fine branche s'étend vers l'arrière le long du pédoncule puis disparaît, une autre plus forte se dirige postéro-latéralement pour disparaître par un petit orifice. Le tronc

(1) Rappelons que chez les Canidés actuels et fossiles les *fila olfactoria* occupent non seulement les faces ventrale et latérale des bulbes olfactifs, mais empiètent même sur leur face dorsale (Edinger, 1956, p. 105).

Source : MNHN, Paris

commun antérieur se courbe graduellement vers l'avant du bulbe, son extrémité étant dirigée latéralement et ventralement. On a tout d'abord pensé qu'il s'agissait là de l'artère ethmoïdale externe après son passage dans le trou ethmoïdien. Mais un examen plus soigné montre qu'il ne peut exister de connexion entre le trou signalé sur la surface du bulbe et le trou ethmoïdien (la même impossibilité se retrouve chez *Arctocyonides*, où la situation à cet égard est identique). Il s'agit peut-être alors d'un vaisseau nourricier.

Les bulbes olfactifs prolongeaient linéairement les pédoncules, eux-mêmes alignés avec le reste de l'encéphale. La longueur des pédoncules est difficile à préciser en raison de l'absence d'une nette discontinuité entre eux et les bulbes; on peut l'évaluer à 5 mm au minimum. Les deux spécimens sont presque illisibles à leur niveau; ventralement toutefois, sur A_2, on peut distinguer à droite l'amorce d'un sillon qui limite peut-être (médialement) le tractus olfactif latéral.

La localisation des tubercules est un peu problématique. En fait, sur A_1, toute la zone médio-ventrale a subi une abrasion secondaire. On distingue pourtant, sur les deux moulages, deux tubérosités peu proéminentes, dont la plus antérieure et médiale devait correspondre au tubercule olfactif, l'autre représentant peut-être le tractus olfactif latéral.

Les lobes piriformes représentent la plus grande partie des hémisphères cérébraux. Mais tout en étant volumineux et limités à l'arrière par un bord oblique vers l'avant et le bas, ils n'ont pas la forme ramassée qu'on trouve chez les Créodontes éocènes et oligocènes. Ils sont, sur A_2, traversés à peu près au tiers de leur hauteur par un gros sinus longitudinal (voir « sinus canal » dans Mc Dowell 1958, p. 128). Immédiatement à l'avant de celui-ci sont visibles deux dépressions superposées, plus ou moins punctiformes mais profondes. De la dépression inférieure divergent, vers le bas, toute une série de petits vaisseaux. Les lobes piriformes ont un aspect un peu différent sur A_1, différence assez grande si on devait l'attribuer seulement à la variation individuelle. L'absence accidentelle du canal sinusaire n'ajoute rien à la facilité de comparaison entre les deux moulages.

La limite supérieure apparente des lobes piriformes est un des points les plus importants à considérer puisqu'elle traduit le degré de développement néopalléal. Sur A_2, où la situation est la plus nette à cet égard, on distingue latéralement et à l'arrière un sillon longitudinal incontestable et identique des deux côtés; ce sillon remonte un peu vers l'avant et se prolonge par un arc antérieur faible. L'identification de ce sillon comme fissure rhinale ne paraît pas discutable. Il s'ensuit que le lobe piriforme représente en hauteur 3,25 fois le néopallium.

Malgré les nombreuses figurations dont A_1 a fait l'objet, la rhinale n'y a jamais été formellement désignée; les représentations (par exemple, Edinger 1964, fig. 4) montrent deux dépressions allongées, une antérieure, une postérieure, qui devaient, dans l'esprit des auteurs, correspondre à des rhinales. En fait, la réalité est assez complexe. On distingue, sur la partie postérieure du néopallium, un sillon longitudinal naturel, que l'on est tenté de considérer au premier abord comme rhinale. Mais, d'une part il rejoint mal le contour tout à fait postérieur du néopallium; d'autre part il est suivi immédiatement en dessous par une large dépression artificielle, dans laquelle sont pourtant conservés quelques fragments intacts de la surface primitive; or ces fragments montrent des concavités qui, réunies, dessinent un sillon

Source : MNHN, Paris

prolongeant plus naturellement le contour postérieur et se terminant à l'avant par un approfondissement. S'il s'agit bien là de la rhinale postérieure, le lobe piriforme représente dans ce cas 2,5 fois la hauteur du néopallium. Mais les proportions établies sur le moulage mieux conservé A_2 seraient peut-être plus dignes de foi.

La rhinale antérieure se devine plutôt qu'elle ne se voit, sur A_1 comme sur A_2, avant de rejoindre le contour antérieur du néopallium.

Celui-ci est donc limité à une mince calotte. Aucune démarcation ne le délimite, à l'avant, des pédoncules olfactifs, pas plus sur A_1 que sur A_2. Cette calotte s'élargit à l'arrière, mais reste toujours débordée latéralement par le lobe piriforme (comme chez *Phenacodus* mais pas, apparemment, chez *Hyracotherium*). Sur A_2 son bord médian est masqué par le sinus veineux longitudinal, puis, au point de divergence de ce sinus, par un écrasement osseux, mais il est facilement inférable au-dessous de celui-ci. Sur A_1 la situation est moins claire : nous avons parlé de l'absence du sinus longitudinal, qui aurait disparu du fait du sciage. A l'arrière, au point où ce sinus devrait diverger, on distingue un sillon longitudinal court, que l'on avait d'abord pensé correspondre au bord postérieur du néopallium; mais sa direction, son interruption brusque et surtout l'examen de la zone qui le suit à l'arrière nous ont convaincus qu'il s'agit plutôt d'un sillon néopalléal et que l'angle postéro-médial de la calotte se trouve légèrement en arrière, indiqué par une trace plus faible.

Quoi qu'il en soit, on n'a pas de délimitation très accentuée entre le néopallium et les parties subséquentes de l'encéphale, ce qui correspond bien ici au faible développement du tentorium osseux; or cette délimitation est très profonde sur les moulages de *Cynohyaenodon*, *Pterodon* et *Dacrytherium* et, apparemment aussi, sur celui de *Phenacodus* (1).

La surface néopalléale, contrairement à ce que l'on pourrait attendre d'un cerveau paléocène, est loin d'être simple. Sur A_1 le sillon le plus profond et le plus long est situé assez près de la ligne médiane, et dirigé longitudinalement, légèrement oblique vers l'avant et médialement, son maximum de profondeur se situant à peu près à mi-longueur. Un fragment d'os, encore visible dans sa profondeur, atteste de son authenticité comme le fait l'examen de la zone environnante, non déformée. Sur A_2 on peut assez facilement retrouver, à droite, l'équivalent de ce sillon; il y est toutefois plus faiblement imprimé (le crâne n'est cependant pas endommagé en cet endroit). A gauche, ce sillon se réduit à une dépression antérieure profonde. L'interprétation la plus conformiste de ce sillon serait celle de « latéral ». Pourtant cette étude nous a amenés à nous demander si l'unanimité d'opinion tacite des paléoneurologistes sur ce point de nomenclature — identification du sillon médio-dorsal comme sillon latéral — était toujours justifiée. En effet, celui-ci se développe, chez les Ongulés et Carnivores au moins, tard

(1) On ne peut rien affirmer au sujet du tentorium en l'absence du crâne, à moins que le sinus transverse soit conservé sur le moulage. Partout ailleurs l'absence de délimitation nette peut résulter de la cassure du tentorium avant fossilisation, au contraire la présence d'une délimitation nette peut provenir de la destruction des sinus transverses également avant fossilisation. On a examiné, par exemple, deux moulages d'*Anoplotherium* opposés à cet égard : sur l'un la fosse est profonde, les sinus invisibles; l'autre, bien mieux conservé, montre un parfait sinus transverse dont évidemment aucun tentorium osseux ne gênait le parcours.

Source : MNHN, Paris

dans l'ontogénie, bien après la suprasylvia par exemple. Ne pourrait-il s'agir plutôt de cette dernière, à moins qu'il n'y ait pas, à cet égard, de parallélisme entre l'ontogénie et la phylogénie?

Ce sillon est précédé, toujours sur la face dorsale de A_1, par un autre sillon profond, plus court et plus sinueux, qui montre une tendance à rejoindre le précédent. Sur A_2 ce n'est qu'une légère dépression mal délimitée, et identique des deux côtés. Il paraît logique de voir là un « coronal ». La possibilité d'une « présylvia » (= « orbitaire ») a été envisagée, mais sa position semble trop dorsale pour une telle interprétation.

La complexité s'accroît par l'existence, chez A_1, d'une courte ligne moins profonde que le « coronal », un peu plus médiale et plus postérieure, et légèrement oblique vers l'arrière et latéralement. Ce sillon est absent sur A_2 (1), et, bien qu'il semble décidément authentique, son identification ou son homologie paraissent trop discutables et problématiques pour que nous nous y arrêtions plus longuement. Nous avons parlé, à propos de la rhinale de A_1, d'un sillon longitudinal postérieur et latéral, qui surmonte de très peu celle-ci; ce sillon semble même aboutir dans l'approfondissement antérieur et un peu vertical qui termine cette rhinale. Il est aussi net sur l'hémisphère gauche de A_2, mais il s'y prolonge à l'avant au-delà de l'approfondissement vertical; par contre la situation n'est pas nette à droite. Pour être cohérents, nous considérerons ce sillon comme la suprasylvia, et la dépression verticale naissant de la rhinale comme une « fosse sylvienne », c'est-à-dire un début de pseudosylvia.

Nous avons déjà parlé du sillon longitudinal postérieur et médial du moulage A_1; si, comme nous l'avons prétendu, il ne s'agit pas du contour postérieur du néopallium, on peut y voir la partie postérieure du splénial (qui peut apparaître ontogénétiquement immédiatement après la rhinale). Les autres possibilités seraient, soit une expansion du latéral, mais celui-ci est normalement moins médial, soit un endolatéral, mais on ne peut guère penser trouver un tel sillon chez une forme aussi primitive, bien qu'on en connaisse un chez *Pachyhyaenodon* du Quercy. Quoi qu'il en soit, rien d'équivalent n'est perceptible sur A_2.

Il reste à signaler enfin une énigmatique dépression profonde, située sur A_1 entre la fosse sylvienne et le latéral, à peu près à mi-longueur de ce dernier.

Nous avons donné ci-dessus deux interprétations possibles, car ce problème de terminologie risque d'avoir des conséquences taxinomiques importantes. Si en effet on a affaire à un latéral tendant à se relier à un coronal, on a plutôt une situation de Carnivore; si c'est la suprasylvia qui se relie au second, on a plutôt une situation d'Ongulé.

Cerveau moyen.

Son exposition était certainement très étendue; on ne peut guère en dire davantage : il n'y avait pas de tentorium osseux proéminent et la surface correspondante était couverte par les méninges et les sinus veineux. Sur A_1, les hémisphères cérébraux sont suivis par une zone plane, à surface naturelle,

(1) Peut-être existait-il pourtant sur le cerveau, et son absence ici n'est-elle pas plus significative que l'état atténué des autres sillons par rapport à A_1.

Source : MNHN, Paris

et dont la limite postérieure est impossible à fixer en raison de la cassure du vermis. Sur A_2 la surface osseuse est en ce point sinon faussée, du moins quelque peu altérée. En arrière d'une zone étroite et relativement lisse vient une surface irrégulière, où il faut peut-être voir la trace de sinus veineux : nous verrons que cet emplacement postérieur éventuel des sinus transverses s'accorde avec la position elle-même très postérieure du trou post-glénoïdien. En effet le rocher est ici très éloigné du télencéphale latéral, ce qui accentue d'ailleurs l'exposition du cerveau moyen. Enfin à droite et assez bas on peut déceler une petite proéminence qui semble bien naturelle et qui fait penser à l'un des tubercules quadrijumeaux.

Cervelet.

Si notre interprétation précédente est exacte, le vermis, dont rien ne persiste sur A_1, ne commence donc qu'à un cm en arrière du télencéphale, et ce par un culmen court et pointu. Un sillon net mais peu profond, interprété comme la *fissura prima*, le sépare à l'arrière du vermis postérieur, presque deux fois plus long mais guère plus convexe; aucun autre sillon transversal n'est décelable sur le vermis. A l'arrière celui-ci présente une face verticale, ici courte parce que interrompue par la cassure de l'os, mais qui se prolongeait probablement jusqu'à la moelle. La largeur du vermis n'est pas très nette, la fissure paramédiane qui le limite de chaque côté étant peu marquée; on peut cependant penser que les hémisphères cérébelleux restaient étroits. La formation floculaire est par contre bien développée et nette sur A_1 comme sur A_2. Elle se logeait dans une profonde cavité du pétreux, assez étroite mais s'élargissant au fond. Il convient de rappeler que l'ensemble du cervelet est plus haut et plus large que le télencéphale, le maximum de largeur se situant au niveau de la formation floculaire.

Toute la région hypophysaire a été endommagée sur les deux moulages.

Nerfs.

Par contre les racines nerveuses sont bien conservées, au moins sur A_2. En arrière de l'emplacement supposé des tubercules olfactifs, les nerfs se suivent de façon assez ramassée; les nerfs optiques quittent le cerveau par une base commune très courte, après quoi, bien que distincts, ils ne divergent que faiblement. Immédiatement en arrière suivent les racines des nerfs moteurs (trou déchiré antérieur) et du V_2 (trou rond), chacune étant un peu plus grosse que la précédente et située un petit peu plus latéralement. Seule celle du V_3 est conservée sur A_1. C'est très en arrière du lobe piriforme que se détache la racine du V_3 (trou ovale), cette position étant corrélative à l'éloignement du rocher par rapport aux hémisphères.

Vaisseaux.

Du système artériel on n'a que peu d'éléments; peut-être les empreintes qui traversent la hauteur du lobe piriforme représentent-elles des branches de l'artère cérébrale moyenne. De la carotide interne elle-même, le passage n'est préservé sur aucun des deux moulages. La face latérale du V_3 est

Source : MNHN, Paris

traversée obliquement par une trace de vaisseau dirigée dorso-postérieurement sur A_1; sur A_2 cependant elle s'oriente, en partie au moins, dorso-antérieurement et est plus verticale; il est toutefois vraisemblable qu'il s'agit dans les deux cas du même vaisseau, c'est-à-dire peut-être d'une branche de l'artère maxillaire interne.

A_1 ne montre que très peu du système veineux : pratiquement seule la base du passage conduisant au trou post-glénoïdien (veine post-glénoïde) est conservée.

Sur A_2 par contre les indications sont beaucoup plus nombreuses. Nous avons mentionné ci-dessus la présence de la veine sagittale dorsale; sa division postérieure en deux branches latérales (sinus transverse), bien visibles par exemple chez *Cynohyaenodon* (Piveteau 1961, fig. 189, p. 809), est ici cachée par la fracture de l'os à ce niveau ainsi que par les méninges. Il n'y a pas d'évidence, cependant, que les sinus transverses circulaient dans la paroi cranienne comme chez les Créodontes décrits par Gutii (1964).

Le large complexe sinusal intervenant entre le lobe piriforme et la veine post-glénoïde est ici inhabituellement développé : généralement la veine post-glénoïde elle-même est située relativement plus à l'avant ou, plutôt, ventralement et à l'avant. Autrement dit elle se trouve ordinairement antérieure au sinus transverse; ce serait le contraire chez *Arctocyon*. A moins que, comme nous l'avons déjà suggéré au sujet du cerveau moyen, les irrégularités décelables dorsalement au niveau de celui-ci ne correspondent précisément aux sinus transverses, qui se trouveraient, de ce fait, normalement postérieurs à la veine post-glénoïde.

Les connexions précises entre ces sinus transverses émanés de la ligne médio-dorsale et le système veineux de la face latérale ne sont pas visibles sur le moulage; elles devaient se situer dans le large espace déjà mentionné qui sépare le bord postérieur des hémisphères de la veine post-glénoïde.

Un trait saillant de la surface latérale du moulage endocranien est constitué par un long et large sinus, le canal sinusaire. Il s'étend, au-dessous de la fissure rhinale, donc sur le lobe piriforme, jusque dans l'orbite, où il débouchait par le trou cranio-orbitaire. Ce gros sinus, qui s'amincit vers l'avant, contenait probablement la veine ophtalmique supérieure, les veines méningées et l'artère méningée moyenne. Il circulait, sur l'animal vivant, dans une gouttière osseuse close sur une partie au moins de son parcours.

A l'arrière du lobe piriforme ce sinus se prolonge directement par de larges veines entourant le pétreux : le sinus pétreux supérieur et le sinus latéral. En outre un sinus occipital de même taille que le sinus latéral se branche perpendiculairement sur le côté postérieur de ce dernier et quitte la boîte cranienne par le *foramen magnum*.

L'emplacement exact du point de jonction de la veine mastoïde avec les sinus entourant le pétreux n'a pu être déterminé avec certitude. L'os est endommagé à ce niveau et il est plusieurs points le long du sinus latéral où ce foramen pourrait être localisé avec quelque probabilité; il est même possible, si l'on tient compte de la position de l'ouverture externe de l'orifice mastoïde, que son ouverture interne soit située à l'extrémité endocranienne du canal conduisant au trou post-glénoïdien : on distingue en ce point sur le moulage une petite protubérance.

Enfin une veine de taille moyenne, non identifiée, court parallèlement au prolongement postérieur du canal sinusaire, un peu en dessous de celui-ci.

Source : MNHN, Paris

Elle se jette à l'arrière dans la veine post-glénoïde, et forme à l'avant, au bord postérieur du lobe piriforme, un carrefour de confluence avec le canal sinusaire. Bien que ses connexions antérieures soient masquées par l'altération osseuse, il ne semble pas pourtant que ce soit là son point d'origine, et il ne paraît pas en tout cas qu'elle entrât en contact avec le sinus caverneux.

Au total il semblerait que, chez *Arctocyon*, les systèmes des jugulaires externe et interne aient eu une importance à peu près égale.

Le cerveau d'*Arctocyon*, dans la mesure où il se traduit sur le moulage, est donc caractérisé par :

— l'alignement de ses différentes parties;

— un important rhinencéphale, comportant en particulier des bulbes olfactifs remarquablement longs;

— un cerveau moyen largement exposé;

— un grand cervelet avec prédominance du vermis et de la formation floculaire, c'est-à-dire du paléocerebellum;

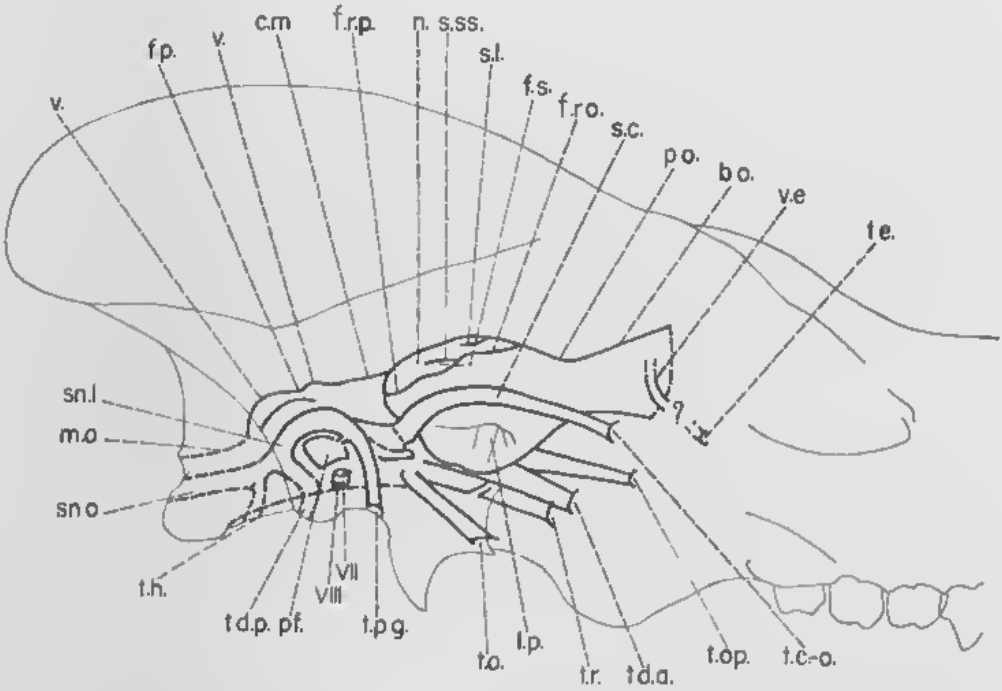


FIG. 1. — *Arctocyon primaevus* : reconstitution du cerveau tel qu'il devait se situer à l'intérieur du crâne. × 3/4.

b.o., bulbe olfactif; c.c., canal condyloïde; c.m., cerveau moyen; f.p., *fissura prima*; f.r.a., fissure rhinale antérieure; f.r.p., fissure rhinale postérieure; f.s., fosse sylvienne; l.p., lobe piriforme; m.o., *medulla oblongata*; n., néopallium; pf., parafloculus; p.o., pédoncule olfactif; s., sinus; s.c., canal sinusaire; s.l., sillon latéral; sn.l., sinus latéral; sn.o., sinus occipital; sn.t., sinus transverse; s.ss., sillon suprasylvien; t.c.-o., trou cranio-orbitaire; t.d.a., trou déchiré antérieur (III, IV, V_1, VI); t.d.p., trou déchiré postérieur (IX, X, XI); t.e., trou ethmoïdien; t.h., trou hypoglosse (XII); t.o., trou ovale (V_3); t.op., trou optique (II); t.p.-g., trou post-glénoïdien; t.r., trou rond (V_2); v., vermis; v.e., vaisseaux ethmoïdiens; v.m., veine mastoïde; VII, nerf facial; VIII, nerf auditif; XII, nerf hypoglosse.

Source : MNHN, Paris

— une calotte néopalléale étroite, plate et relativement lisse; il est toutefois possible que celle-ci ait comporté davantage de sillons que ceux dont on observe la trace sur le moulage.

Les quatre premiers de ces caractères sont un héritage des Mammifères archaïques, seul le dernier caractère amorce le développement qui va s'affirmer chez les Mammifères ultérieurs; on a donc là un stade primitif d'évolution cérébrale, assez voisin, comme nous le verrons, de celui atteint par le célèbre *Phenacodus*; les caractéristiques énumérées pour le moulage de ce genre par Simpson (1933, p. 7) s'appliquent ici aussi bien. Ceci ne doit pas être interprété hâtivement comme un témoignage d'affinité : il s'agit en fait plus d'une question de grade que de clade.

Arctocyonides arenae Russell 1964

Matériel.

Contrairement au précédent, le cerveau d'*Arctocyonides* était jusqu'ici inconnu; on ne possédait de ce genre que des dents et des mâchoires. Le moulage étudié ici a été réalisé à partir du crâne récemment découvert (CR 733); il est assez fortement aplati dorso-ventralement et même écrasé au niveau du rocher. La reconstitution comme les mesures sont donc approximatives. En revanche il présente l'avantage, sur le moulage d'*Arctocyon*, de refléter plus complètement la base endocranienne.

Aspect général.

Son allongement est moindre que dans le cas précédent, et son aspect moins « aberrant » que chez *Arctocyon*. De plus, autant qu'on puisse juger malgré la déformation, sa largeur maxima se situe plus antérieurement, au niveau des hémisphères cérébraux. Ses différentes parties sont disposées suivant la même succession linéaire, sans délimitation tranchée entre elles.

Mesures.

longueur maxima : depuis le bord antérieur des bulbes olfactifs jusqu'au bord dorsal du foramen magnum	59,6 mm
depuis le bord antérieur des bulbes olfactifs jusqu'au bord postérieur du cervelet	52
largeur maxima à travers les hémisphères cérébraux (estimée avant déformation)	27
longueur des bulbes olfactifs	9,6
longueur des pédoncules	3,2 (3,4)
longueur du néopallium	27
longueur du cerveau moyen plus cervelet (estimée)	17
longueur du cervelet	10,5
largeur maxima du cervelet (estimée)	27

Rhinencéphale.

L'ensemble bulbes olfactifs plus pédoncules ne représente ici que la moitié de la longueur néopalléale, contre presque 2/3 chez *Arctocyon*. De contour ovale, les bulbes sont accolés l'un à l'autre sur pratiquement toute leur longueur. Ils devaient être assez convexes dorsalement; leur forme les

Source : MNHN, Paris

rapproche davantage de ceux de *Phenacodus* que de ceux d'*Arctocyon*. Cette forme, comme le net rétrécissement au niveau pédonculaire, semblent naturels et non pas résulter de la déformation. Les *fila olfactoria* paraissent avoir été plus fins et plus nombreux que chez *Arctocyon*. Il n'a pas été possible de retrouver chez *Arctocyonides* la trace de la structure supposée être, chez *Arctocyon*, l'artère ethmoïdale externe. Par contre l'empreinte vasculaire longue et sinueuse qui courait chez *Arctocyon* sur la surface dorsale des bulbes et pédoncules a son homologue ici dans une empreinte plus courte, non ramifiée, qui part, à l'arrière, d'un trou situé à environ mi-longueur des bulbes olfactifs. Cette empreinte est curieusement serpentiforme.

Les pédoncules olfactifs sont encore pleinement visibles en avant des hémisphères; on a pourtant l'impression que s'ébauche leur recouvrement par le néopallium, dont le bord antérieur est bien plus net et abrupt que chez *Arctocyon*.

Sans aucun doute, les lobes piriformes représentent ici aussi la plus grande partie des hémisphères cérébraux. Mais leur délimitation pose encore des problèmes. En effet l'emplacement de la fissure rhinale ne peut être déterminé que par spéculation, car il n'existe pas de fissure limitant nettement le néopallium, sauf à son extrémité tout à fait antérieure (mais peut-il s'agir encore à ce niveau de la fissure rhinale?) et peut-être postérieure. L'écrasement du crâne a eu pour conséquence le chevauchement des os du côté droit et la disparition de nombreux détails, bien que le lobe piriforme soit resté intact, à l'arrière, au-dessous du canal sinusaire partiellement conservé. A gauche aussi les os ont été assez malmenés, mais ils n'ont été qu'aplatis, non éliminés. On peut ainsi vérifier sur ce côté du crâne la présence du canal sinusaire, traversant la surface interne du squamosal au-dessus de la racine de l'arcade jugale. La rhinale postérieure, par conséquent, devrait se trouver dorso-médialement par rapport à ce sinus.

En fait, une vague dépression, traversant un fragment intact d'os à 3 mm du sinus en direction médiane, correspondrait peut-être à cette fissure. Il n'existe rien d'autre à quoi on puisse l'identifier. Prolongé vers l'arrière, ce sillon un peu hypothétique atteint une zone où la paroi crânienne fait défaut. On est conduit à supposer que la limite latéro-postérieure du néopallium se situait dans cette zone absente et que la partie postérieure des hémisphères cérébraux, bien visible sur le moulage, était constituée par le néopallium lui-même. Vers l'avant, on peut suivre vaguement le prolongement de la rhinale postérieure jusqu'à une perforation du pariétal située sur l'emplacement supposé de la fosse sylvienne ou à son voisinage. La rhinale antérieure, persistant sous forme d'un sillon extrêmement léger, s'étend presque linéairement vers l'avant où elle semble plonger ventralement avant de rejoindre le contour antérieur assez net du néopallium. Sa limite supérieure ainsi provisoirement fixée, le lobe piriforme représente presque les 2/3 de la hauteur totale, soit deux fois celle du néopallium (contre deux fois et demie chez *Arctocyon*); en vue dorsale il le dépasse un peu sur le côté.

Néopallium.

La calotte néopalléale est relativement allongée, bien délimitée à l'avant comme à l'arrière où ses bords dessinent un arc. Les deux moitiés sont séparées par un sinus longitudinal plus net que dans le cas précédent et qui

Source : MNHN, Paris

s'amincit légèrement vers l'arrière jusqu'à mi-longueur, où il disparaît sous l'écrasement pour reparaître tout à fait à l'arrière au point où vraisemblablement il se divise. Chaque moitié hémisphérique porte un sillon longitudinal profond — profondeur apparemment naturelle et non due à la déformation — allongé (un peu plus de la moitié de la longueur du néopallium), homologue sans doute du sillon « latéral » d'*Arctocyon*.

La suprasylvia, si elle existait, serait très faiblement indiquée à l'arrière de la région où devrait se trouver la fosse sylvienne. Aucun autre détail ne marque le néopallium ni à l'avant ni à l'arrière. Tout au plus faut-il noter que la partie postérieure du néopallium, en arrière de la cassure transversale du crâne, est curieusement traversée par de nombreuses et fines stries longitudinales.

Cerveau moyen.

On distingue, derrière les deux moitiés néopalléales, une zone parfaitement lisse, longue de 5 mm. Autant qu'on puisse savoir, cette zone doit correspondre tout entière aux tubercules quadrijumeaux, qui seraient donc plus largement exposés que chez *Arctocyon*, bien que le rocher soit moins éloigné des hémisphères que chez ce dernier.

Cervelet.

La partie visible du vermis est divisée en deux lobes, l'un antérieur bien bombé et non fissuré, l'autre postérieur, que l'écrasement a raccourci antéro-postérieurement; il représente actuellement les 2/3 du précédent; toutefois si l'on corrige la compression en allongeant la partie postérieure, les deux lobes deviennent à peu près aussi longs l'un que l'autre. Ceci contraste avec ce que l'on a chez *Arctocyon*, où le lobe antérieur est beaucoup plus court. Toujours sur le moulage, le lobe postérieur est plus haut que le lobe antérieur; il est limité à l'arrière par une paroi verticale surplombant la moelle. Aucun détail n'en marque la surface. Ces deux lobes sont séparés par un sillon profond : la *fissura prima*. La présence de la *fissura suprapyramis* et de la *fissura secunda* reste incertaine. Latéralement au vermis on distingue une faible fissure paramédiane, mais les hémisphères cérébelleux sont, eux, presque totalement masqués par l'altération de la boîte crânienne à leur niveau. La formation floculaire n'est qu'incomplètement préservée sur le moulage : on ne voit, au-dessus des nerfs VII et VIII, qu'une saillie correspondant à la base de la fosse floculaire observable sur le crâne, où elle est vaste et très profonde.

Hypophyse.

Elle a laissé une empreinte allongée, étendue entre la base des nerfs moteurs et celle du V_3. Cette empreinte est étroite, assez pointue à l'avant et arrondie postérieurement; sa convexité reste faible.

Le pont de Varole est probablement indiqué derrière les processus clinoïdes, entre les sillons contenant les carotides internes (voir plus loin) par une très légère convexité au contour imprécis. Sa longueur devait être de l'ordre de 3 mm et sa largeur de 6 mm.

Source : MNHN, Paris

Medulla oblongata.

A partir de ce point l'axe nerveux s'étrécit progressivement vers l'arrière. En vue ventrale il prend une forme grossièrement losangique, son maximum de largeur se situant au niveau du trou déchiré postérieur. Les détails superficiels sont d'identification délicate. Au niveau du *foramen magnum* la moelle est ovale et aplatie, soit deux fois aussi large que haute.

Nerfs.

Les nerfs optiques, situés plus en avant que dans le cas précédent, sont en outre distincts dès la base.

Les autres troncs nerveux suivent postéro-latéralement, mais l'ensemble est moins ramassé que chez *Arctocyon*. Le tronc des nerfs moteurs, empruntant le trou déchiré antérieur, est à peine plus gros que celui du II, mais il ne s'amincit pas vers l'avant comme le nerf optique. Celui du V_2 est de calibre un peu plus fort. Le passage du trou ovale, traversé par le V_3, est de taille comparable à celui du trou déchiré antérieur; il est suivi d'assez près par les nerfs VII et VIII, bien individualisés comme chez *Arctocyon*. Peu en arrière de ceux-ci vient le tronc des nerfs IX, X et XI, puis la racine du XII, plus petite et plus médiane.

Artères.

Les carotides internes ont laissé une empreinte saillante, pénétrant dans le crâne par le trou carotidien, situé à mi-longueur du pétreux, et quittant le plancher cranien à l'angle postéro-externe des processus clinoïdes, pour se diriger dorsalement.

On n'a pas, comme chez *Arctocyon*, de trace certaine de l'artère maxillaire interne sur le côté latéral du V_3. Pourtant on peut distinguer, plus ventralement sur ce nerf, du côté droit du moulage, une trace oblique qui est peut-être l'homologue de la structure décrite comme telle chez *Arctocyon*.

Il convient de mentionner la présence d'un petit vaisseau ramifié, descendant verticalement du canal sinusaire droit, près de l'arrière du lobe piriforme. Cette structure manquait chez *Arctocyon*, mais le moulage de celui-ci montrait, beaucoup plus en avant, un complexe vasculaire bien plus développé. Peut-être faut-il voir une indication de ce dernier complexe sur le côté droit du moulage d'*Arctocyonides*, à la racine des nerfs moteurs et du V_3.

Veines.

Les traces du système veineux ont été assez largement détruites par l'écrasement du crâne. Les sinus transverses, reliant le sinus longitudinal dorsal au trou post-glénoïdien, n'ont laissé aucune empreinte : l'extrémité postérieure de ce sinus dorsal disparaît brusquement, s'enfonçant apparemment entre les hémisphères. Comme plusieurs petits orifices percent en ce point la paroi cranienne, il est probable qu'une partie au moins du sang veineux la traversait, tandis que le reste — la plus grande partie — aurait circulé dans les méninges. Cette interprétation est dans une certaine mesure contredite par la présence d'un canal un peu plus étroit seulement que la

Source : MNHN, Paris

veine post-glénoïde et complètement enfermé dans l'épaisseur de la paroi cranienne sur toute la hauteur du squamosal; ce canal conduit directement dans le passage qui s'ouvre ventralement au trou post-glénoïdien. Une telle disposition des sinus transverses sera typique des Mammifères ultérieurs. Mais ici la connexion de ce canal avec la veine sagittale dorsale n'est pas clairement indiquée. Notons qu'il se pourrait que, chez *Arctocyon* aussi, le sinus transverse ait été intra-osseux, et qu'il se soit vidé ventralement dans la base de la veine post-glénoïde. Mais là non plus il n'y a pas trace de la liaison du canal osseux avec le sinus dorsal, moins même que chez *Arctocyonides*.

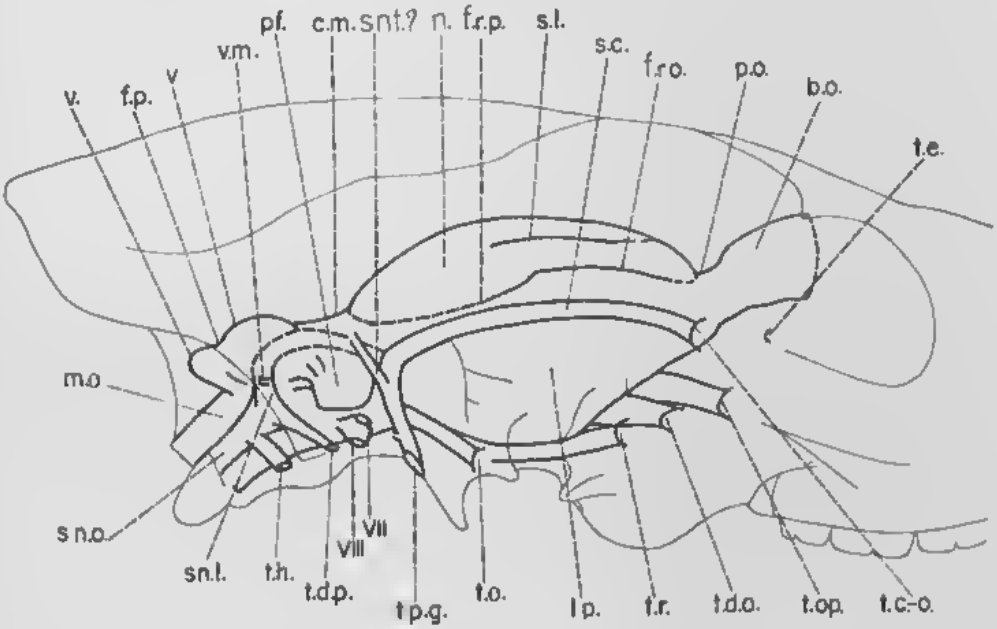


Fig. 2. — *Arctocyonides arenae*. × 3/2.
Abréviations comme pour la figure 1.

Le pétreux d'*Arctocyonides* est proche du lobe piriforme, et non largement séparé de lui comme chez *Arctocyon*. En conséquence, on n'observe pas le vaste développement sinusaire décrit dans ce genre, entre la veine post-glénoïde et le lobe piriforme. Le canal sinusaire se relie directement à la veine post-glénoïde (apparente sur le crâne sous forme d'un court sillon descendant), et ce immédiatement en arrière du lobe piriforme.

Le sinus pétreux supérieur n'est pas préservé et le sinus pétreux inférieur était très peu développé. Toutefois, derrière le pétreux, court un grand sinus latéral conduisant au trou déchiré postérieur. Il est de calibre à peu près égal à celui de la veine post-glénoïde. La veine mastoïde provenant de la face occipitale du crâne se joint au sinus latéral sur la paroi externe de celle-ci, en un point situé au niveau de l'extrémité antérieure de la moelle.

A la limite postéro-externe du cervelet on peut voir, sur l'os, un sillon descendant vers un point situé médialement au sinus latéral, au niveau où

Source : MNHN, Paris

celui-ci confluе avec le grand sinus occipital. Si ce sillon logeait une veine qui faisait la liaison avec le sinus latéral, celle-là devait traverser l'occiput pour drainer une partie de la surface occipitale plus dorsale que celle desservie par la veine mastoïde.

Comme chez *Arctocyon*, le sinus occipital quittait le crâne par le *foramen magnum*. On ne distingue pas trace de rameaux anastomotiques, contrairement à ce qu'a décrit Guth (1964) chez les Carnivores du Quercy.

Résumé des principales caractéristiques différenciant *Arctocyon* d'*Arctocyonides*

Une première différence réside dans la forme des bulbes olfactifs et dans leur longueur par rapport à celle du néopallium; ils sont ovales et plus courts chez *Arctocyonides*, moins convexes et plus longs chez *Arctocyon* où ils divergent davantage à l'avant.

Le néopallium représente un peu plus du 1/3 de la hauteur totale du moulage (mesuré verticalement au niveau du lobe piriforme) chez *Arctocyonides*, contre un peu moins de 1/3 chez *Arctocyon*.

La fissuration du néopallium est peu élaborée dans les deux genres, pourtant on distingue un plus grand nombre de sillons chez *Arctocyon*, conséquence peut-être de sa taille deux fois supérieure à celle d'*Arctocyonides*.

Une fosse sylvienne a pu être identifiée chez *Arctocyon;* sa présence est moins certaine chez *Arctocyonides*, mais cela provient peut-être en partie de l'altération du crâne.

L'exposition dorsale du cerveau moyen n'est que légèrement plus grande chez *Arctocyonides*, mais par contre le pétreux est, chez *Arctocyon*, beaucoup plus éloigné du lobe piriforme. Il en résulte le développement d'un grand sinus vasculaire sur le bord latéral du cerveau moyen; ceci manque chez *Arctocyonides*.

Les deux lobes dorsaux du vermis sont probablement de longueur approximativement égale chez *Arctocyonides*, tandis que chez *Arctocyon* le lobe antérieur ne représentait guère plus de la moitié du lobe postérieur.

La disposition des racines nerveuses est un peu différente : elles sont moins rapprochées les unes des autres chez *Arctocyonides*.

Étant donné les différences assez frappantes relevées entre les moulages endocraniens de ces deux genres, considérés récemment (Russell, 1964), sur la foi de leur denture et de leur ostéologie crânienne, comme très voisins (sous-famille des Arctocyoninés), on pourrait émettre quelque doute sur la réalité de leur affinité. Les études comparatives du cerveau dans des genres appartenant à la même sous-famille sont rares. On a toutefois relevé les exemples suivants : dans l'article récent de Guth (1964) seule la partie postérieure de la boîte crânienne a été considérée, mais les différences montrées à ce niveau par *Pterodon dasyuroides* et *Hyaenodon vulpinus* (Hyaenodontinés, et tous les deux en provenance des dépôts du Quercy) sont très importantes. La vue dorsale du néopallium de *Hyaenodon* (Gervais, 1870; Scott, 1888), comparée au moulage de *Pterodon*, appuie cette divergence. Le contraste est moins frappant, à certains égards, entre *Cynodictis intermedius* (Caniné, du Quercy) et le Chien récent, et ce malgré la différence d'âge géologique. Comme exemples de genres récents inclus dans la

Source : MNHN, Paris

même sous-famille et dont le cerveau a été décrit, citons les macroscelides *Rhynchocyon* et *Macroscelides* (Le Gros Clark, 1932); ils semblent différer autant que le font *Arctocyon* et *Arctocyonides*. Les différences sont même plus grandes entre les Procyoninés *Nasua* et *Potos* (Gervais, 1870). Parmi les Artiodactyles, les Tragulinés *Hyaemoschus* et *Moschiola*, et les Odocoileinés *Capreolus* et *Hydropotes* (voir Sigogneau, 1959) montrent aussi un degré de divergence qualitative approchant celui décelé entre *Arctocyon* et *Arctocyonides*.

On peut donc conclure que les différences notables séparant les moulages endocraniens d'*Arctocyon* et d'*Arctocyonides* ne s'opposent pas nécessairement à une affinité étroite entre les deux genres; de telles dissemblances peuvent exister entre des formes d'affinité aussi étroite. Ces moulages sont par ailleurs à un stade morphologique assez comparable.

Pleuraspidotherium aumonieri Lemoine 1878

Matériel.

On dispose pour ce genre aussi de deux moulages : l'un réalisé à la demande de T. Edinger et figuré par celle-ci en 1956; ce moulage a été refait selon les méthodes décrites plus haut, après dégagement plus complet du fragment cranien correspondant (CRL 252), particulièrement dans la région du bulbe olfactif et du vermis. On a ainsi obtenu une image plus précise de ces deux régions. Rappelons qu'il s'agit de la moitié supérieure gauche du cerveau. L'autre moulage, réalisé à partir de l'échantillon CR 963, ne fournit l'image que de la base du crâne, interrompue à l'avant au niveau des nerfs moteurs; mais ces moulages portant tous les deux l'empreinte du rocher, on a pu les raccorder en esprit et réaliser ainsi une reconstitution presque complète du moulage endocranien de *Pleuraspidotherium*.

Aspect général.

Par suite de l'aspect bas et allongé du crâne, le moulage de *Pleuraspidotherium* est proportionnellement plus bas que celui des deux formes précédemment décrites. On y retrouve cependant le même arrangement linéaire des différentes parties : bulbes, télencéphale, cerveau moyen, cervelet. Notons que la section cerveau moyen - cerveau postérieur est relativement beaucoup plus longue, ceci provenant, en partie du moins, du faible développement du télencéphale. Comme chez *Arctocyonides* la largeur des hémisphères cérébraux et celle du cervelet sont à peu près égales.

Mesures (du moulage provenant du spécimen CRL 252, figuré par Edinger, 1956).

longueur maxima : depuis le bord antérieur des bulbes olfactifs jusqu'au bord dorsal du *foramen magnum*	51,5 mm
depuis le bord antérieur des bulbes olfactifs jusqu'au bord postérieur du cervelet	47,5
largeur maxima à travers les hémisphères cérébraux (estimée). .	25
longueur des bulbes olfactifs	7,3
longueur des pédoncules	1,8
longueur du néopallium	20,5

Source : MNHN, Paris

longueur du cerveau moyen plus cervelet	24,7 mm
longueur du cervelet	15
largeur maxima du cervelet (estimée)	24

La base du crâne CR 963 indique une taille supérieure de 1/3 environ à celle du crâne CRL 252.

Rhinencéphale.

L'unique bulbe olfactif préservé est incomplet ventro-antérieurement, mais sa hauteur totale était probablement voisine de celle indiquée sur la paroi du fragment cranien correspondant (CRL 252). Sa longueur est un peu inférieure à sa hauteur; l'ensemble est donc court, élevé et bien arrondi (rappelant le bulbe olfactif de *Didelphis*). Ses faces latérale et dorsale sont nettement délimitées du pédoncule court qui lui succède. Sur la surface latéro-dorsale du bulbe court la trace, convexe dorsalement, d'un vaisseau qui naît au niveau de l'extrémité antérieure du pédoncule; elle rappelle une petite trace comparable décrite chez *Arctocyon* et *Arctocyonides;* mais ici le vaisseau présente en plus une ramification descendante.

La région des tubercules olfactifs n'est pas préservée.

La description du lobe piriforme commence toujours par la question litigieuse de l'emplacement de la rhinale. La rhinale antérieure délimite nettement à l'avant rhinencéphale et néopallium. A l'arrière la situation est moins claire; il existe sur le lobe piriforme des deux moulages la trace longitudinale du canal sinusaire, qui commence à l'avant du rocher et débouche dans le trou cranio-orbitaire. Or ce sinus est délimité par deux crêtes plus ou moins marquées; la rhinale doit donc être dorsale par rapport à la crête supérieure. A l'examen du crâne on distingue une côte émoussée, plus courte, plus postérieure et plus médiale que celle du canal sinusaire. Une rhinale postérieure en cette position prolongerait assez naturellement la branche antérieure, et donnerait au néopallium des proportions plus « paléocènes ».

Le lobe piriforme ainsi délimité apparaît en effet élevé, relativement à la hauteur totale (un peu moins des 2/3). Phénomène assez rare, connu par exemple chez *Periptychus*, il dépasserait le néopallium dorsalement et à l'arrière. On ne peut rien distinguer d'autre sur le lobe piriforme que le canal sinusaire déjà mentionné.

Néopallium.

Toujours dans notre hypothèse, il est extrêmement petit; chaque moitié se réduit en effet à un ovoïde étroit, perché comme une calotte sur les hémisphères cérébraux. Sur ce néopallium, la fissuration est à son minimum : il n'y a pas de sillon proche de la ligne médiane parallèlement à elle, qui puisse être identifié au sillon latéral. Tout ce que l'on voit à sa surface est une dépression allongée, plus ou moins en forme de V à pointe antérieure et à barre dorsale dirigée obliquement vers l'arrière et la ligne médiane. Sa forme comme sa position suggèrent plutôt une suprasylvia que tout autre chose. Notons qu'aucune fosse sylvienne n'est indiquée sur le moulage. La situation relativement postérieure de cette unique dépression s'oppose à son identification comme « sillon orbitaire », connu chez *Didelphis* et les insectivores en position plus antérieure.

Source : MNHN, Paris

Cerveau moyen.

Le long affleurement antéro-postérieur (9,5 mm au total) du cerveau moyen de *Pleuraspidotherium* est accentué par l'écartement précoce des deux moitiés hémisphériques; cet écartement en effet débute bien en avant du bord postérieur du lobe piriforme et même de celui du néopallium. Sur le côté gauche du CRL 252, la surface exposée porte une côte large et basse, reliant l'extrémité postérieure et dorsale des hémisphères à la veine post-glénoïde. Sa forme nous incline davantage à l'interpréter comme trace du sinus transverse que comme une partie des tubercules quadrijumeaux. Aucun autre détail n'est préservé.

Le tentorium osseux est indiqué sous forme d'une crête basse et arrondie.

Cervelet.

L'exposition dorsale du vermis débute à l'avant par un lobe bas, légèrement convexe, et assez vaguement séparé de la région du cerveau moyen. La limite postérieure de ce lobe — ou *fissura prima* — est masquée par une cassure du crâne de sorte que sa situation exacte ne peut être que supposée. La même cassure est responsable du déplacement et de la torsion du lobe postérieur du vermis; la hauteur originale de celui-ci était, sur la ligne médiane, probablement égale à celle du lobe antérieur. Par opposition aux deux genres précédents où le cervelet surplombait verticalement la moelle, chez *Pleuraspitherium* sa face postérieure descend obliquement vers l'arrière en formant un angle obtus avec la moelle. Sur l'un — et un seul — des côtés de cette pente sont deux côtes parallèles et obliques. Elles semblent correspondre davantage à des vaisseaux nourriciers qu'à une partie du vermis lui-même; elles aboutissent en effet à des petits trous dans la paroi cranienne. La cassure osseuse et l'extrême faiblesse de développement de la fissure paramédiane rendent difficile sa localisation, si même elle existait. Par suite, la délimitation latérale du vermis reste indistincte. Comme le montre le moulage du crâne CR 963, la formation paraflocculaire est grande, occupant une fosse profonde étalée ventralement dans le pétreux. Ceci s'oppose à la condition connue chez les Ongulés plus récents, où cette fosse n'existe que rarement (on la connaît cependant, entre autres, chez *Merycoidadon* et le Chameau (Whitmore 1953, p. 131 et Black 1920, p. 310). Une comparaison entre les pétreux de *Pleuraspidotherium* et d'*Arctocyonides*, dont les cerveaux sont approximativement de même taille, révèle de considérables différences tant dans la disposition que dans les dimensions. Chez *Pleuraspidotherium* le pétreux est beaucoup plus long et présente même un aspect d'élongation exagérée. Et les deux os symétriques se rapprochent l'un de l'autre ventralement juste en arrière de la selle turcique. L'étroite base du crâne ainsi enfermée rappelle celle que l'on trouve généralement chez les Ongulés plus récents. Chez *Arctocyonides* (comme chez *Arctocyon*) le basisphénoïde est beaucoup plus large et de type plutôt carnivore.

Une fosse hypophysaire profonde, large et allongée entre les racines du V_3 qu'elle dépasse à l'avant, précède les processus clinoïdes, dont les bases subsistent entre les extrémités antérieures des pétreux; ces processus clinoïdes étaient certainement grands et proéminents. Le pont de Varole n'est guère délimité ni même indiqué.

Source : MNHN, Paris

Nerfs.

Les passages empruntés par les nerfs optiques ne sont pas conservés, pas plus que le trajet antérieur des nerfs sortant par les trou déchiré antérieur - trou rond, ici réunis. Il est toutefois possible de voir que cette ouverture commune était plus latérale que ne l'est le trou ovale, par opposition à ce que nous avons décrit dans les genres précédents. Le nerf VII pénètre dans le pétreux un tout petit peu en avant du VIII. Comme à l'ordinaire on ne peut distinguer les éléments sortant par le trou déchiré postérieur. Le XII quittait le crâne par un petit trou hypoglosse situé au voisinage du bord antéro-ventral du condyle occipital.

Artères.

Le trajet de la carotide interne dans la cavité crânienne peut être suivi sur le crâne depuis son entrée par le trou carotidien (dont l'ouverture interne se situe à environ mi-longueur du pétreux); de là son empreinte se dirige vers le trou déchiré moyen, circulant entre le pétreux et l'axe basicranial, puis passe entre le profond sillon du V_3 et la selle turcique jusqu'au tiers antérieur de celle-ci. De ce point l'artère se dirigeait dorsalement et on la perd de vue.

Veines.

Le système veineux de *Pleuraspidotherium* montre d'intéressantes différences et ressemblances par rapport à celui d'*Arctocyon* et d'*Arctocyonides*.

Sauf peut-être dans la région des pédoncules olfactifs, on ne distingue pas, sur la ligne médiane du moulage, la crête arrondie correspondant généralement au sinus longitudinal dorsal. A sa place est une étroite scissure séparant dorsalement les hémisphères. Ceci conduit à penser que le sinus veineux, dès l'arrière des pédoncules, s'enfonçait entre les hémisphères pour réapparaître en surface sous forme des sinus transverses au niveau du cerveau moyen.

Nous avons déjà mentionné en effet la présence, en cet endroit, d'une protubérance interprétée comme sinus transverse, bien que sa trace s'atténue considérablement juste à l'arrière du lobe piriforme. Mais elle réapparaît pour rejoindre le système de la jugulaire interne à l'extrémité endocranienne de la veine post-glénoïde.

De plus petite taille est le canal sinusaire, qui s'étend latéralement sur le lobe piriforme, transportant à la fois du sang veineux et du sang artériel entre le trou cranio-orbitaire (à l'avant) et la veine post-glénoïde (à l'arrière). Pour rejoindre celle-ci, la petite partie du canal sinusaire qui traverse le cerveau moyen doit se courber à angle droit vers le haut et latéralement. Il convient de signaler que l'espace compris entre le lobe piriforme et l'extrémité antérieure du pétreux, et traversé donc par le canal sinusaire, est plus long antéro-postérieurement que chez *Arctocyonides* mais beaucoup moins cependant que chez *Arctocyon*. Il n'existe d'ailleurs aucun développement spécial du système sinusaire à ce niveau.

Le pétreux de *Pleuraspidotherium* est entouré dorsalement et à l'arrière par un large sinus pétreux supérieur - sinus latéral (indiscernables l'un de l'autre); le sinus pétreux inférieur, d'autre part, n'a laissé qu'une trace modeste sur le moulage.

Source : MNHN, Paris

Le point d'entrée précis de la veine mastoïde n'est pas préservé le long de la partie dorso-postérieure des sinus entourant le pétreux, mais il se situait peut-être au niveau de la cassure de la paroi cranienne (1). Immédiatement médiane par rapport à cette cassure, et près de l'angle postéro-inférieur du cervelet, se trouve une ouverture circulaire, destinée à une veine qui se dirigeait dorsalement à travers l'os jusqu'à la ligne médiane où elle était rejointe par sa symétrique. Les ramifications de ce système sinusaire vasculaire sont cachées dans l'épaisseur de la paroi cranienne, mais on peut déceler leur existence sur les deux spécimens (2).

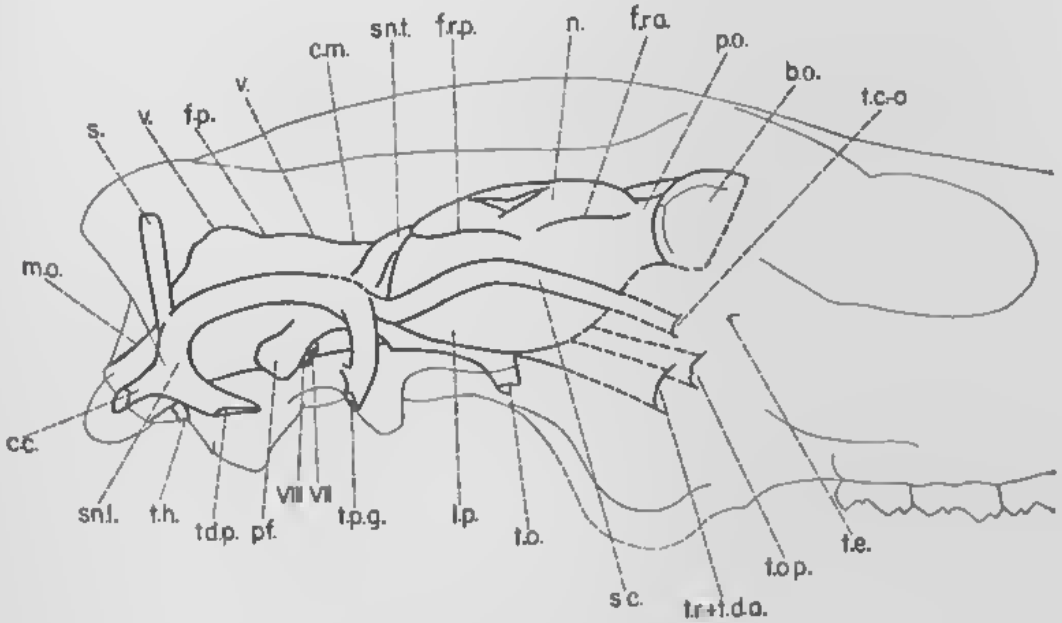


Fig. 3. — *Pleuraspidotherium aumonieri*. × 3/2 env.
Abréviations comme pour la figure 1.

Un vaisseau parallèle à la moelle quitte le sinus latéral perpendiculairement à lui en un point plus ventral que le système précédemment décrit, et se dirige vers l'arrière en empruntant un canal osseux distinct jusqu'au trou occipital. Là il s'ouvre médialement par rapport au condyle. Il devait correspondre à la veine et l'artère cérébrale accolées. Il faut voir là l'homologue du canal condyloïde de Sisson et Grossman (1953) et du sinus occipital de Guth (1964).

Le sinus caverneux suivait probablement le même trajet que la carotide interne.

---

(1) Notons que la veine mastoïde n'existe, parmi les Artiodactyles actuels, que chez les Ruminants.

(2) Ce système ne semble pas équivalent au grand sinus contenu dans le squamosal de certains Artiodactyles fossiles et cité par Whitmore (1953, p. 130); celui de *Pleuraspidotherium* est beaucoup plus postérieur, de même que ses ouvertures.

Source : MNHN, Paris

Pas plus que dans les genres traités plus haut, il ne semble y avoir eu prédominance d'un système jugulaire sur l'autre.

Les cerveaux de *Pleuraspidotherium* et d'*Arctocyonides* sont presque de même taille. Pourtant, lorsque l'on compare les proportions relatives des différentes parties, on décèle une forte dissemblance. L'ensemble cervelet - cerveau moyen est presque deux fois plus long chez *Pleuraspidotherium* que chez *Arctocyonides*. En conséquence les hémisphères ne représentent chez *Pleuraspidotherium* que les 2/3 de ceux d'*Arctocyonides*, et le néopallium n'atteint qu'environ la moitié du volume existant chez *Arctocyonides*. Bien que de forme tout à fait différente, les bulbes olfactifs des deux genres sont de taille approximativement égale.

Le fait le plus important révélé par cette comparaison concerne la prédominance gardée par les centres primitifs du cerveau chez *Pleuraspidotherium*, qui s'oppose au développement supérieur (néopalléal) montré par *Arctocyonides*. Le stade morphologique du cerveau de *Pleuraspidotherium* précède donc nettement celui des arctocyonides.

Source : MNHN, Paris

COMPARAISONS

Introduction.

L'histoire évolutive des Mammifères est étroitement liée au développement de leur néocortex cérébral. Un début de néopallium fut cité chez les Reptiles par certains auteurs (par exemple chez les tortues; cf. R. Anthony, 1928, p. 119), mais Edinger pense (1964, p. 15) que l'existence, chez ces formes, de connexions sensitives et motrices n'est plus aussi certaine, pas plus que ne l'est la désignation « *primordium néopallii* ». Elle remarque en outre que les Reptiles mammaliens possédaient probablement une petite aire néopalléale sans grande importance fonctionnelle, mais que rien ne permet actuellement de supposer que les Mammifères secondaires leur étaient bien supérieurs à cet égard. La surface dorsale du cerveau du *Triconodon* jurassique est assez bien connue : non seulement on n'y aperçoit aucun sillon néopalléal, mais pas davantage tout ou partie de la fissure rhinale, qui situe la limite entre rhinencéphale (ou paléopallium) et néopallium. Edinger écrit (ibid., p. 14) que cette limite est toujours présente sur la surface dorsale des cerveaux mammaliens du début du Tertiaire, comme sur les cerveaux des Mammifères actuels les plus primitifs, et que par conséquent son absence sur un moulage d'une telle ancienneté est la preuve de l'absence de néocortex de type mammalien. Le fait que le cerveau aberrant de l'Ornithorhynque constitue, par sa rhinale ventrale, une exception à cette règle ne l'annule pas nécessairement, pas plus que la supposition de Simpson (1937, p. 754), dans sa description du cerveau du Multituberculé *Ptilodus* selon laquelle la fissure rhinale existait « sans aucun doute », mais en position assez basse sur la face latérale ou même sur la face ventrale du cerveau. Cette condition se produit d'ailleurs chez la forme primitive actuelle *Tupaia*. Ces trois exceptions pourraient en effet être amoindries par la considération que le cerveau de l'Ornithorhynque est en partie le résultat d'une spécialisation, que la position ventrale de la fissure rhinale de *Ptilodus* ne peut être vérifiée, et que le cerveau de *Tupaia* est probablement passé par un stade ressemblant à celui de *Ptilocercus*, « l'un des meilleurs exemples d'un cerveau euthérien primitif et généralisé » (Le Gros Clark, 1932, p. 1010), où la rhinale y est plus haut située. Pourtant cette concordance entre trois formes primitives pourrait aussi être considérée comme une indication significative sur la présence d'une rhinale même dorsalement invisible, chez les Mammifères secondaires.

Quoi qu'il en soit, nous ne savons encore que très peu de choses sur leur cerveau, pas même s'il possédait ou non un néopallium. Mais les Mammifères du Paléocène tardif, *Arctocyon*, *Arctocyonides* et *Pleuraspidotherium* illustrent décidément un stade de développement néopalléal plus directement relié à celui que l'on verra évoluer à travers le Tertiaire.

Source : MNHN, Paris

Marsupiaux

Depuis Gervais (1870, p. 150) le cerveau d'*Arctocyon* est comparé à celui de *Didelphis*. En fait, l'incorporation d'*Arctocyon* aux Marsupiaux, basée sur l'ensemble des caractères craniens, fut envisagée pendant la dernière moitié du XIX^e^ siècle, et les ressemblances relevées entre le cerveau d'*Arctocyon* et celui des didelphes servaient à appuyer cette hypothèse.

On possède plusieurs représentations excellentes du cerveau de l'Opossum (voir par exemple celles de Voris et Hoerr, 1932), mais on a pensé que, pour cette étude, il serait plus approprié d'utiliser les informations fournies par un moulage endocranien, ce qui permettrait une comparaison directe avec ceux d'*Arctocyon* et d'*Arctocyonides*. On en fabriqua donc un selon la même méthode que pour les moulages fossiles. Pour l'interprétation des détails délicats de ce moulage, on s'est reporté aux études détaillées du cerveau que l'on trouve dans la littérature.

A de nombreux égards, le moulage de *Didelphis* montre plus de ressemblance avec celui d'*Arctocyonides* qu'avec celui d'*Arctocyon*. Dans les deux premiers, le rapport des longueurs bulbes olfactifs - néopallium est d'environ 1 à 3; si l'on ajoute les pédoncules, ce rapport passe à 1/2, contre 2/3 chez *Arctocyon*. Chez *Arctocyonides* comme chez *Didelphis*, la longueur cerveau moyen-cerveau postérieur est inférieure aux 3/4 de la longueur néopalléale, tandis que chez *Arctocyon* le néopallium n'est qu'à peine plus long que ces deux parties réunies. Morphologiquement, la ressemblance *Arctocyonides* - *Didelphis* apparaît dans la convexité des bulbes olfactifs, qui sont rectilignes et peu bulbeux chez *Arctocyon*. En conséquence les pédoncules olfactifs sont chez les premiers plus nettement délimités des bulbes ainsi que du bord antérieur du néopallium. Il est intéressant de signaler la proéminence du tubercule olfactif sur le cerveau de *Didelphis* et son effacement presque total sur le moulage. Il en résulte que leur faible impression sur le moulage d'*Arctocyon* et d'*Arctocyonides* n'implique pas nécessairement que ces tubercules n'étaient pas développés sur les cerveaux correspondants.

La fissure rhinale antérieure n'est guère plus distincte sur le moulage de *Didelphis* que sur celui d'*Arctocyon* et d'*Arctocyonides*, bien qu'elle paraisse profonde sur son cerveau. Mais le néopallium de *Didelphis* se distingue de celui des deux arctocyonides par sa plus grande extension ventrale; il représente en effet chez le premier la moitié ou plus de la hauteur totale du cerveau, contre 1/3 chez les formes fossiles. Il ne porte pas de fosse sylvienne, pas plus que n'en avait sans doute *Arctocyonides*; il semble bien qu'il y en ait eu une chez *Arctocyon*. La fissuration néopalléale est pourtant plus compliquée chez *Arctocyon* que chez *Didelphis*, puisqu'elle comporte probablement à la fois latéral et suprasylvia, ainsi que plusieurs autres sillons mineurs. L'unique sillon profond qui entaille le néopallium d'*Arctocyonides* n'est pas pour autant comparable au sillon orbitaire du cerveau de l'Opossum, ni par sa position ni par son orientation.

La remarque faite au sujet des tubercules olfactifs s'applique aussi à la question de l'exposition du cerveau moyen. Sur le cerveau de *Didelphis* les corps quadrijumeaux sont nettement dégagés dorsalement, entre le point de divergence postérieur des hémisphères cérébraux et le cervelet. Mais sur le moulage on distingue au contraire une dépression peu profonde entre les

Source : MNHN, Paris

sinus transverses et le lobe antérieur du vermis : toute la région du cerveau moyen était donc cachée par les méninges (1). Cette région n'est d'ailleurs pas très grande par rapport à ce qu'elle est sur les moulages paléocènes, pourtant le dessin du cerveau atteste de son affleurement considérable. Or, bien qu'*Arctocyonides* et *Didelphis* soient approximativement de même taille, l'espace situé entre l'arrière des hémisphères cérébraux et le cervelet est notablement plus étendu antéro-postérieurement chez *Arctocyonides*. En vue latérale les hémisphères cérébraux de *Didelphis* touchent presque le cervelet, comme chez *Arctocyonides*, mais chez *Arctocyon* il existe entre les deux, nous l'avons vu, un vaste espace qui témoigne à son tour du grand développement du cerveau moyen. On peut donc induire de ces faits que le cerveau moyen était chez *Arctocyon* et *Arctocyonides* non seulement largement exposé, mais aussi, sans doute, de taille relative supérieure à celui de *Didelphis*.

En ce qui concerne le vermis, le seul trait que l'on puisse distinguer sur les trois moulages est la *fissura prima*. La fissure paramédiane fut décrite chez les didelphes comme peu profonde et faiblement indiquée; elle reste pourtant plus claire sur le moulage qu'elle ne l'est chez *Arctocyon* et *Arctocyonides*. Comme aucun des sillons qui marquent les hémisphères cérébelleux de *Didelphis* n'est apparent sur le moulage, on ne peut là encore induire de leur absence sur les moulages fossiles une conclusion négative sur l'état réel de la surface du cervelet. Chez l'Opossum la largeur du cervelet au niveau de la formation floculaire dépasse légèrement celle des hémisphères cérébraux au niveau des lobes piriformes; il en est de même chez *Arctocyon* et peut-être *Arctocyonides*.

Il apparaît donc, d'après cette comparaison avec le cerveau des formes paléocènes examinées ici, que celui de l'Opossum n'a guère progressé durant les 55 millions d'années écoulées depuis le Paléocène. A certains égards même, les formes paléocènes, en particulier *Arctocyon*, ont déjà dépassé *Didelphis*. La valeur comparée de l'unique sillon latéral d'*Arctocyonides* avec l'unique sillon orbitaire de *Didelphis* ne sera pas abordée ici. Par contre il est généralement admis que la plus grande dimension verticale du cerveau de *Didelphis* représente un indice de supériorité évolutive sur les formes paléocènes. Il faut peut-être voir dans la réduction de la taille relative du cerveau moyen un autre trait nettement progressif. En conclusion l'opinion selon laquelle le cerveau didelphe peut permettre d'interpréter celui des moulages paléocènes doit être envisagée avec prudence. Il est vrai que *Didelphis* possède un cerveau primitif, comme l'avaient *Arctocyon* et *Arctocyonides*, mais les différences de base, en particulier dans le mode de fissuration, que ce cerveau a maintenues à travers tout le Cénozoïque, témoignent probablement d'un type structural différent de celui des arctocyonides.

A l'intérieur des Marsupiaux, le cerveau de *Didelphis* n'apparaît que modérément primitif. Ceux de *Caenolestes* et *Orolestes* le sont davantage. Il est intéressant de remarquer que ceux-ci offrent beaucoup moins de ressemblance avec les cerveaux d'*Arctocyon* et d'*Arctocyonides* que ne le faisait *Didelphis* (sauf en ce qui concerne leur fissure rhinale plus dorsale

(1) EDINGER (comm. pers.) fait cependant remarquer la variabilité dans le degré d'exposition du cerveau moyen chez *Didelphis*. On peut supposer qu'il en était de même chez les arctocyonides.

Source : MNHN, Paris

que chez ce dernier). Mais il est vraisemblable qu'ils représentent une combinaison de traits archaïques et de traits particuliers, si bien qu'ils ne peuvent pas être considérés comme de simples représentants d'un stade phylogénétique primitif.

Insectivores

Les Insectivores récents ont souvent été cités comme exemple de primitivité anatomique; ceci s'applique certainement à leur cerveau. Parmi eux *Tenrec (« Centetes »)* est considéré par de nombreux auteurs comme possédant le cerveau le plus primitif de tous les Mammifères placentaires vivants. Ce cerveau, dont les différentes parties sont disposées linéairement, possède de très grands bulbes olfactifs, une petite calotte néopalléale creusée d'un seul sillon, sans fosse sylvienne, et un cerveau moyen largement exposé. Le Gros Clark (1932, p. 979) remarque que l'unique sillon néopalléal pourrait être interprété comme « sillon orbitaire », mais qu'il s'agit probablement en fait d'une dépression correspondant à la suture coronale du crâne et non pas par conséquent d'un véritable sillon (cette interprétation des « sillons » fut également appliquée au cerveau de quelques autres petits Mammifères) (1).

Les érinacéides *Echinosorex* et *Erinaceus* sont plus évolués; leur néopallium déborde, semble-t-il, légèrement sur les bulbes olfactifs (au point que peu ou rien des pédoncules n'est visible dorsalement), la fissure rhinale y est plus basse : le néopallium a donc une extension antéro-postérieure et verticale plus grande; le cerveau moyen est moins largement exposé. Il existe pourtant une seule dépression néopalléale; chez *Echinosorex* elle est assez profonde et en forme de V; Le Gros Clark croit y voir l'homologue, au moins en partie, du sillon central des cerveaux de Primates. La netteté des sillons néopalléaux et cérébelleux ainsi que leur complication relative sont peut-être la conséquence, chez *Echinosorex*, de sa grande taille générale qui en fait le plus grand des Insectivores.

Certains caractères du cerveau des soricides *Blarina*, *Sorex* et *Crocidura* les situent de l'autre côté du cerveau du *Tenrec*, illustrant un état encore plus primitif. Il ne possède pas de sillon néopalléal, et le cervelet y est l'un des plus simples que l'on connaisse chez les Insectivores. Les bulbes olfactifs y sont cependant sessiles, ou presque, et l'exposition du cerveau moyen est faible ou nulle, tous caractères probablement secondaires.

Le talpide *Scalops* possède un cerveau assez semblable à celui des précédents, si ce n'est qu'il présente un faible « sillon orbitaire », (absent chez *Talpa*). Pourtant, malgré ces caractères externes du cerveau des talpides et des soricides, l'étude de sa morphologie interne et de son histologie révèle une structure moins primitive, à certains égards, que pour celui des érinacéides et des tenrecides.

En ce qui concerne la morphologie externe, la seule qui soit directement utilisable dans la comparaison avec les arctocyonides, on peut donc tracer une série apparente de spécialisation croissante depuis les tenrecides jusqu'aux soricides en passant par les érinacéides. Les cerveaux paléocènes ressemblent, par leur forme générale, à ceux du premier groupe.

---

(1) Il est curieux de remarquer que ce « sillon orbitaire » fut trouvé plus profondément imprimé sur un fœtus de *Tenrec* qu'il ne l'est communément chez l'adulte (comme l'était d'ailleurs la fissuration cérébelleuse).

Source : MNHN, Paris

Parmi les Insectivores fossiles, le cerveau de la forme oligocène *Ictops* est bien représenté dans les collections. Ce moulage est assez semblable au cerveau des érinacéides récents, à la fois par la morphologie externe, la forme, les proportions relatives, l'étendue néopalléale et la position de la fissure rhinale, enfin par la présence d'un seul sillon certain dont la situation correspond à celle du « sillon orbitaire » des Insectivores actuels (et de *Didelphis*). Peut-être reconnaît-on, sur un des spécimens, un vague sillon latéral. Moodie (1922, p. 369) remarque que les Insectivores ont rétrogradé au cours des temps géologiques en ce qui concerne leur structure cérébrale. Il se base, pour ce dire, sur l'étendue plus grande du néopallium chez *Ictops* que chez les formes voisines actuelles, mais un tel développement n'est pas la preuve infaillible d'une supériorité évolutive (1).

En conclusion, malgré la prédominance de traits primitifs, même chez les Insectivores à cerveau fortement ramassé (chrysochlorides, quelques soricides), il apparait que le cerveau des Insectivores ne montre que peu d'affinité avec celui des formes paléocènes : ces derniers illustrent une étape plus avancée, ou du moins des potentialités qui amènent à conclure que les Insectivores sont les représentants, parfois considérablement modifiés, d'un phylum bien séparé de ceux d'*Arctocyon*, d'*Arctocyonides* et de *Pleuraspidotherium*, phylum peu progressif où l'on peut encore déceler des éléments de structure cérébrale antérieurs aux stades atteints par les fossiles paléocènes.

Phenacodus

Les formes les plus proches, à la fois dans le temps et morphologiquement, des animaux étudiés ici sont *Periptychus* du Paléocène moyen, *Phenacodus* et *Hyracotherium* de l'Éocène inférieur. Du cerveau du premier, dont on ne connaît que la face dorsale, il n'y a pas grand-chose à dire, si ce n'est qu'il montre la calotte néopalléale la plus petite, relativement, que l'on connaisse chez les Euthériens. Le moulage endocranien du Condylarthre *Phenacodus* est bien connu, ayant été décrit et redécrit à plusieurs reprises depuis 1884; on a suivi ici la présentation donnée par Simpson (1933). La configuration générale de ce cerveau ne montre aucune différence majeure avec celle des moulages paléocènes français; tous ont en commun un aspect d'ensemble primitif (cf. p. 10). Par le degré d'expansion néopalléale, A_1 et A_2 se rapprochent étroitement de *Phenacodus*, ainsi que par la présence d'au moins un sillon bien net, le sillon latéral. L'existence de sillons supplémentaires, comme la suprasylvia, n'est que soupçonnée chez *Phenacodus* comme elle l'est, à un degré variable, chez les arctocyonides. La délimitation diffuse de la fosse sylvienne est aussi un trait commun aux trois formes. Il se pourrait que cette ressemblance corresponde à une équivalence dans leurs stades évolutifs respectifs, soit que les arctocyonides paléocènes aient évolué précocement, soit que le *Phenacodus* éocène n'ait évolué que lentement. Un point important par lequel *Arctocyon* et *Arctocyonides* diffèrent de *Phenacodus* est le passage, chez ce dernier, des nerfs III, IV, V_{1-2} et VI par un seul orifice, résultant de la fusion des trous rond et déchiré antérieur.

(1) D'ailleurs, dans un article récent, Dechaseaux (1964) a pu montrer, en se basant sur la comparaison entre *Neuroqymnurus* (du Quercy, Éocène ou Oligocène) et l'*Echinosorex* actuel, que l'encéphale a bien évolué.

Source : MNHN, Paris

Les mêmes régions envisagées chez le Condylarthre *Pleuraspidotherium* témoignent d'un stade nettement antérieur à *Phenacodus* : la calotte néopalléale y est beaucoup plus petite, on ne distingue qu'un seul sillon et il n'y a pas de fosse sylvienne. Par contre ce genre évoque *Phenacodus* par la confluence des nerfs craniens juste cités, ce qui suggère une étroite affinité avec lui. Une particularité de *Phenacodus* qui n'a son équivalent chez aucune des formes paléocènes est la petite taille du V_2 contre la grande taille du canal carotidien. Chez *Pleuraspidotherium* comme chez *Arctocyonides* où le passage de la carotide est conservé, celui-ci n'est jamais proéminent.

Hyracotherium

Il existe une grande ressemblance morphologique entre les cerveaux de *Phenacodus* et d'*Hyracotherium* (des différences apparaissent dans les détails de la fissuration, mais à cette époque où persistent les étapes initiales du développement cérébral, on doit s'attendre à une certaine variabilité). Ce dernier témoigne toutefois d'une affinité plus étroite avec les Ongulés modernes par le rapprochement ventral des pétreux. Quoi qu'il en soit, ces deux cerveaux sont ceux d'Ongulés généralisés.

Caractéres Ongulés-Carnivores

Il est difficile de dire *a priori* si la ressemblance entre ces Ongulés et les arctocyonides traduit une véritable parenté ou seulement un parallélisme. On sait en effet que, tandis que l'inclusion de *Pleuraspidotherium* parmi les Condylarthres ne fait, comme celle de *Phenacodus*, aucun doute, la position taxonomique des arctocyonidés fut récemment reconsidérée, non en tant que Créodontes, mais en tant que Condylarthres (Mc Kenna, comm. pers., Patterson, 1962, p. 2, Van Valen, 1963, p. 370). Pour atteindre une conclusion sur les affinités possibles des formes paléocènes, nous avons jugé bon de déterminer les caractéristiques qui distinguent les Ongulés primitifs des Carnivores primitifs, en ce qui concerne la structure cérébrale. Chez les formes récentes des deux ordres la chose est aisée, mais il n'en est pas de même à l'Éocène et à l'Oligocène.

Il est regrettable que l'on ait si peu de cerveaux de l'Éocène inférieur et moyen, car cette époque semble avoir été le témoin de grands changements évolutifs : par exemple tandis qu'*Hyracotherium* (début de l'Éocène) n'avait pas atteint un degré de développement cérébral équivalent à celui des Placentaires actuels les plus simples, *Orohippus* de l'Éocène moyen l'avait dépassé. Le rhinocératoïde contemporain *Colonoceras* avait aussi atteint un stade relativement avancé. Mais ce n'est malheureusement qu'à l'Éocène tardif et au début de l'Oligocène que l'on dispose d'un matériel suffisant pour tirer de plus solides conclusions.

Le matériel disponible pour cette étude comprenait les moulages des Créodontes *Pterodon* et *Cynohyaenodon* et des Fissipèdes *Pachycynodon* et *Cynodictis*, tous du Quercy, à partir desquels on a tenté d'obtenir une représentation du cerveau des Carnivores anciens. Parmi les Ongulés on a pu utiliser, outre le Condylarthre *Periptychus* et le Périssodactyle *Hyraco-*

Source : MNHN, Paris

therium, ceux des Artiodactyles fossiles *Diplobune* et *Anoplotherium*, également du Quercy, ainsi que des formes récentes *Moschiola*, *Hyaemoschus* et *Hydropotes*.

Chez les Ongulés du Quercy persiste l'arrangement linéaire primitif des différentes parties du cerveau, mais la complexité du néopallium s'est grandement accrue (on compte de trois à cinq sillons peu ou pas arqués), la rhinale est située à mi-hauteur du cerveau ou plus bas, l'exposition du cerveau moyen est réduite et la *fissura prima* du vermis s'est déplacée vers l'avant pour diviser celui-ci en deux parties sub-égales. Il est intéressant de noter qu'à cette époque les Artiodactyles et les Périssodactyles avaient atteint approximativement le même stade d'évolution cérébrale, alors qu'actuellement certains parmi les seconds ont dépassé les premiers à cet égard.

Il n'a été décrit aucun cerveau ayant appartenu à un Carnivore du début de l'Éocène, ce qui limite sérieusement notre connaissance sur le développement cérébral du groupe et, en même temps, les possibilités de comparaison entre nos formes paléocènes et celles qui leur ont succédé immédiatement dans le temps.

Le cerveau de *Thinocyon*, Créodonte de l'Éocène moyen, fut figuré après restauration, mais on n'en peut guère tirer plus que des généralités, son interprétation restant incertaine. Le néopallium ne recouvrait ni les bulbes olfactifs ni le cervelet, et le cerveau moyen restait largement exposé. Seul le sillon latéral est cité, et représenté comme un long trait sinueux et orienté longitudinalement; la situation de la rhinale n'a pas été indiquée. Les pédoncules olfactifs y sont apparemment plus courts que chez les Carnivores du Quercy, mais le cerveau reste par ailleurs à un stade évolutif comparable à celui représenté par *Phenacodus* et *Hyracotherium* de l'Éocène inférieur. Il semble donc que le développement rapide qui se produit chez les Ongulés à cette époque n'est pas intervenu chez les Créodontes. Il se pourrait cependant que ce conservatisme ne caractérise que le groupe de Créodontes auquel appartenait *Thinocyon*.

Comme pour les Ongulés, c'est parmi les formes de la fin de l'Éocène et du début de l'Oligocène que l'on dispose de moulages endocraniens suffisamment nombreux pour se faire une idée du cerveau des Carnivores anciens. *Cynohyaenodon* est presque identique à *Arctocyon* et *Arctocyonides* dans son aspect néopalléal, si ce n'est par la position un peu plus ventrale de la fissure rhinale. Il existe un profond sillon latéral, et, s'étendant dorso-postérieurement depuis la fosse sylvienne vaguement délimitée, une faible suprasylvia. Cette fissuration contraste avec celle des Carnivores supposés contemporains, *Pterodon*, *Cynodictis*, *Pachycynodon* et *Viverravus*, où le latéral comme la suprasylvia sont profondément incisés et, sauf chez *Pterodon*, arqués. La suprasylvia y est située bien au-dessus de la fosse sylvienne et la déborde généralement vers l'avant. *Cynohyaenodon* est plus petit que les autres, ce qui explique peut-être en partie la plus grande simplicité de sa fissuration néopalléale; toutefois celle-ci suggère l'existence, à l'intérieur d'une faune éocène-oligocène, d'une forme ayant gardé un stade de développement paléocène.

Le cerveau de *Pterodon* était lui aussi primitif, avec sa fissuration rectiligne, l'absence apparente de coronal à l'avant du latéral, et la position de la *fissura prima* plus postérieure que sur les autres cerveaux contemporains. Il en résulte que les hyaenodontides *Pterodon* et *Cynohyaenodon*

Source : MNHN, Paris

peuvent être considérés comme témoignant d'un état primitif relativement aux fissipèdes *Viverravus*, *Cynodictis* et *Pachycynodon*, qui leur sont approximativement contemporains.

Si nous tentons de résumer les distinctions qui se dégagent de cette comparaison, nous voyons qu'il existe une tendance, chez les Carnivores, au renflement de la face ventrale des lobes piriformes, qui saillent en pointe et sont aussi mieux délimités. La rhinale postérieure y est plus basse que chez les Ongulés de même âge. Quant à la fissuration néopalléale, les distinctions s'atténuent au fur et à mesure qu'on remonte dans le temps. Pour des formes antérieures à l'Oligocène moyen, il est assez douteux que l'on puisse donner au dessin des sillons une valeur systématique importante. Chez les Carnivores on considère classiquement que les sillons sont plus arqués que chez les Ongulés. Mais cette généralisation s'effondre chez les formes du début de l'Oligocène et a probablement perdu toute signification chez les formes plus anciennes. Un autre trait souvent cité comme typifiant les Carnivores concerne la liaison du sillon coronal avec le latéral. Mais cette liaison se retrouve chez les Artiodactyles *Anoplotherium* et *Diplobune* (elle est connue aussi chez les Girafes et les Périssodactyles). *Dacrytherium*, par contre, présente la configuration plus typiquement artiodactyle de liaison sillon coronal-suprasylvia. On pourrait encore citer d'autres sillons variant d'un groupe à l'autre. Mais étant donné que l'identification de la plupart d'entre eux, sinon de tous, est sujette, chez les Mammifères primitifs, à un fort degré de subjectivité (en l'absence de toute possibilité de dissection et de vérification histologique), il est probablement inutile de trop insister là-dessus. L'exposition dorsale du vermis est plus importante antéro-postérieurement chez les Ongulés que chez les Carnivores. La moelle cérébrale est allongée et tend à présenter des côtés parallèles chez les Ongulés, plus d'ailleurs chez les Artiodactyles que chez les Périssodactyles. Chez les Carnivores elle montre une tendance à s'étrécir au niveau du trou occipital, étrécissement qui, même s'il se produit chez les Ongulés, y est généralement moins marqué. En outre le rapprochement ventral des pétreux caractérise les Ongulés (pour apprécier ceci il faut utiliser comme point de repère, non les lobes piriformes, d'écartement trop variable, mais la moelle elle-même dans sa partie postérieure). Enfin le mode de sortie des nerfs craniens est un peu différent entre les deux groupes : les trois branches du trijumeau sont le plus souvent séparées les unes des autres chez les Carnivores tandis que chez les Ongulés on observe la fusion trou déchiré antérieur - trou rond, ou trou ovale - trou déchiré moyen (1).

Au total c'est surtout de ce caractère, de ceux de la moelle et du cerveau moyen que l'on peut dépendre avec le plus de confiance. Mais il convient d'insister sur le fait que, dans cette énumération des différences entre premiers Carnivores et Ongulés, il ne s'agit en fait généralement que de tendances; des exceptions sont connues pour la plupart des caractères.

Cette étude comparative avait pour but de nous éclairer sur les affinités des arctocyonides. Mais puisque ceux-ci sont d'un âge considérablement antérieur à celui des Carnivores et Ongulés envisagés ci-dessus, on doit s'attendre à y trouver un moins grand nombre de caractères diagnostiques.

---

(1) *Thinocyon* et *Quercytherium* ont à cet égard une topographie d'Ongulés.

Source : MNHN, Paris

Il semble cependant que la rhinale postérieure y soit plus basse que chez les Condylarthres paléocènes. La longueur du vermis est inférieure chez *Arctocyon* et *Arctocyonides* à ce qu'elle est chez *Pleuraspidotherium* et *Phenacodus*, les pétreux sont plus distants l'un de l'autre ventralement chez les premiers que chez *Pleuraspidotherium*; la base du crâne y est par suite large à l'avant et étroite à l'arrière. Les nerfs craniens enfin quittent le crâne selon un type plus carnivore qu'ongulé, puisque le V_3 est isolé (ce qui les éloigne des Artiodactyles parmi les Ongulés récents) et que le V_2 ne passe pas par le trou déchiré moyen (ce qui les éloigne des Périssodactyles, *Hyracotherium* inclus).

Source : MNHN, Paris

CONCLUSION

La morphologie des Arctocyonidés par conséquent peut être considérée comme ressemblant plus étroitement à celle des Carnivores qu'à celle des Ongulés. On peut objecter à cette affirmation que les arctocyonides paléocènes représentent un stade antérieur aux formes qui ont conduit, à l'Éocène, à l'individualisation des ordres Artiodactyles et Périssodactyles, et qu'ils ne sont par conséquent pas nécessairement exclus de leur lignage. Cependant le mode de sortie des nerfs craniens était, lui au moins, déjà installé chez les Condylarthres paléocènes.

Si le cerveau d'*Arctocyon* et d'*Arctocyonides* ressemble de façon aussi frappante à celui des Créodontes éocènes et oligocènes, une certaine réserve doit être maintenue quant à la signification de ce fait : on n'a décrit aucun moulage créodonte paléocène certain avec quoi l'on pût comparer nos formes, et même là où les crânes sont bien connus, l'identification des trous craniens manque. Les variations à cet égard (sans parler des possibles variations endocraniennes) nous sont par conséquent inconnues. Pour trancher définitivement la question de la position taxonomique des arctocyonides, il faudrait d'ailleurs considérer les caractères squelettiques aussi bien que les caractères craniens, considération qui dépasse les limites de cette étude. Il est de plus vraisemblable que l'on ait là un de ces cas de frontière qui autorisent un certain brouillard taxonomique dit intergradation.

Une autre hypothèse déjà ancienne parmi les théoriciens de l'évolution veut qu'un rapport étroit ait existé entre les premiers Carnivores (Créodontes) et les Artiodactyles. De sorte que, même si les Arctocyonides sont considérés comme créodontes, cela n'anéantit pas pour autant une possible parenté avec les Ongulés.

Il convient de remarquer que, en se basant sur les quelques spécimens connus de Condylarthres certains (*Periptychus* du Paléocène moyen, *Pleuraspidotherium* du Paléocène tardif, et *Phenacodus* du début de l'Éocène), l'évolution néopalléale paraît suivre avec le temps une progression : le néopallium est à son minimum chez *Periptychus*, où il est lisse, il est à son maximum de taille et de complexité chez *Phenacodus*, *Pleuraspidotherium* occupant à cet égard une position intermédiaire. Le développement du néopallium des Arctocyonides de la fin du Paléocène, *Arctocyon* et *Arctocyonides*, indique, par leur stade évolutif comparable à celui de *Phenacodus*, que : ou bien, s'il s'agit de Condylarthres, ces formes représentent une lignée évoluant plus rapidement que l'ensemble du groupe; ou bien, s'il s'agit de Créodontes, que l'évolution néopalléale de ce sous-ordre a progressé plus rapidement que celle des Condylarthres, puisqu'elle aurait atteint plus précocement un stade « *Phenacodus* ».

D'autres questions troublantes restent encore en suspens : tous les Condylarthres présentaient-ils la disposition des nerfs craniens déjà réalisée chez *Pleuraspidotherium* et *Phenacodus*? Enfin quels sont les caractères endocraniens des Créodontes paléocènes, si *Arctocyon* et *Arctocyonides* en sont exclus?

Source : MNHN, Paris

***

En nous basant sur des faits connus, il nous semble possible d'esquisser, pour terminer, une reconstitution des premiers stades évolutifs du cerveau des Mammifères tertiaires.

Le premier stade, qui se situerait à l'aube du Paléocène, est évidemment le plus hypothétique : il est obtenu en remontant, en esprit, le cours de l'évolution. A cette époque on peut s'attendre à trouver un cerveau allongé — avec un alignement exagéré de ses différentes parties —, bas en vue latérale, les bulbes olfactifs, le télencéphale et le cervelet étant de hauteur à peu près égale avec peut-être un léger dépassement dorsal du cervelet. Malgré la grande taille des bulbes olfactifs, cette quasi-égalité de hauteur entre les différentes parties proviendrait surtout de la faible dimension verticale du télencéphale. Le cerveau moyen y aurait une exposition dorsale considérable entre celui-ci et le cervelet, l'ensemble cerveau moyen-cerveau postérieur représentant plus de la moitié de la longueur totale. Le cervelet, surtout formé par le vermis, déborderait latéralement le cerveau antérieur. Le développement néopalléal s'exprimerait sous forme d'une petite tache ovale, située dorsalement sur le rhinencéphale, qui le dépasserait à l'avant et plus largement encore à l'arrière; ce néopallium ne correspondrait au plus qu'au 1/4 de la hauteur totale du cerveau antérieur; aucun sillon ne le creuserait. Enfin la disposition des nerfs craniens comporterait probablement un V_3 séparé (comme chez les premiers Primates, Insectivores et Carnivores).

Le type cérébral présenté comme caractérisant l'ensemble des Mammifères de la fin Paléocène-début Éocène est forcément beaucoup moins valide que celui du cas précédent, une spécialisation ayant commencé à se faire jour à la suite de l'individualisation de nouveaux ordres taxonomiques et de la spécialisation des ordres déjà existants. Néanmoins persiste une uniformité considérable dans le niveau évolutif atteint par les cerveaux. Ceux d'*Arctocyon*, d'*Arctocyonides* et de *Phenacodus* peuvent être pris comme exemple de ce niveau : on y relève la distribution linéaire des différentes parties; le télencéphale s'est accru, réduisant, en même temps, l'exposition dorsale du cerveau moyen. Le néopallium, encore relativement petit, couvre pourtant, dans bien des cas au moins, la surface dorsale rhinencéphalique tout entière; sa hauteur représente environ 1/3 de la hauteur totale du cerveau antérieur. Ce développement de l'écorce se traduit par un début de sillonnement, sous forme d'un latéral et fréquemment d'une suprasylvia.

Avec la fin de l'Éocène et le début de l'Oligocène, la différenciation se fait plus marquée entre les différents ordres de Mammifères. Malgré cela et pratiquement pour la dernière fois dans l'histoire des Mammifères tertiaires, on peut encore relever un nombre suffisant de caractères communs à tous les groupes pour nous permettre de formuler un stade évolutif valable pour tous les Mammifères de cette époque. D'ailleurs le cerveau n'a fait que poursuivre, dans les différentes lignées, la voie empruntée par les formes de l'époque précédente. Les bulbes prolongent encore antérieurement les hémisphères sans être recouverts par eux, mais les pédoncules ne sont plus guère visibles dorsalement. Le néopallium a subi un développement considérable, aussi bien vers l'arrière où il cache la plus grande partie du cerveau moyen, que latéralement : il représente dorénavant au moins la moitié de la hauteur

Source : MNHN, Paris

totale; un minimum de deux sillons, en général profondément incisés, y est décelable. Le cervelet, encore complètement dégagé, comporte des hémisphères cérébelleux plus importants.

A partir de là les différents ordres acquièrent une individualisation telle que tout essai de généralisation perd la plus grande partie de son intérêt. L'avancement dans le temps ne fera qu'accroître cette tendance à la spécialisation ordinale (ou même plus basse, taxonomiquement parlant) du cerveau. Rappelons toutefois que celui-ci est resté longtemps en retard par rapport aux autres organes qui nous sont accessibles.

Les auteurs expriment leur vive reconnaissance à Mlle T. Edinger, qui a accepté de lire et de critiquer le manuscrit de cet article. Une grande partie du matériel de comparaison nous a été prêtée par l'École des Mines de Paris, par l'intermédiaire de M. Lemoine, à qui nous disons nos plus sincères remerciements. Les deux moulages envoyés par le Dr M. C. Mc Kenna, de l'American Museum of Natural History, New York, nous ont également été fort précieux. Il convient enfin de signaler que c'est le Dr H. J. Jerison, d'Antioch College, Yellowspring (Ohio), et son premier moulage endocranien d'*Arctocyon* (fabriqué selon un procédé différent de ceux étudiés ici), qui suscitèrent chez les auteurs l'intérêt d'où a résulté le présent travail.

Source : MNHN, Paris

BIBLIOGRAPHIE

Anthony (R.) 1928 — Leçons sur le Cerveau. Paris, Doin, pp. 1-359, 234 fig.

Black (D.) 1920 — Studies on endocranial anatomy. II On the endocranial anatomy of *Oreodon (Merycoidodon)*. *Jour. Comp. Neurology*, vol. 32, n° 3, pp. 271-327.

Dechaseaux (C.) 1962 — Cerveaux d'Animaux disparus. Essai de Paléoneurologie, Paris, Masson.

— 1964 — L'encéphale de *Neurogymnurus cayluxi*, Insectivore des phosphorites du Quercy. *Ann. de Paléontologie*, t. L, fasc. 1, pp. 83-100.

Edinoen (T.) 1929 — Die fossilen Gehirne. *Zeits. für gesam. Anat.*, Abt. III, Bd. 28, pp. 1-249.

— 1948 — Evolution of the horse brain. *Geol. Soc. Amer.*, Mém. 25, pp. 1-177.

— 1956 — Objets et résultats de la paléoneurologie. *Ann. de Paléontologie*, t. XLII, pp. 97-116.

— 1964 — Midbrain exposure and overlap in mammals. *Amer. Zoologist*, vol. 4, pp. 5-19.

Gervais (P.) 1870 — Mémoire sur les formes cérébrales propres aux Carnivores vivants et fossiles. *Nouv. Arch. Mus. Hist. Nat.*, Paris, t. VI, pp. 103-162.

Guth (Ch.) 1964 — Sinus veineux et veines de l'arrière-crâne de quelques Carnivores fossiles. *Ann. de Paléontologie*, t. L, pp. 33-43.

Le Gros Clark (W. E.) 1932 — The brain of the Insectivora. *Proc. Zool. Soc.*, London, pp. 975-1013.

Loo (Y. T.) 1930 — The forebrain of the opossum, *Didelphis virginiana*. Part. I. Gross Anatomy. *Journ. Comp. Neurology*, vol. 51, pp. 13-64.

Mc Dowell (S. B.) 1958 — The Greater Antillean Insectivores. *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.*, vol. 115, art. 3, pp. 113-214.

Moodie (R. L.) 1922 — On the endocranial anatomy of some Oligocene and Pleistocene mammals. *Journ. Comp. Neurology*, vol. 34, pp. 343-379.

Piveteau (J.) 1951 — Recherches sur l'évolution de l'encéphale chez les Carnivores fossiles. *Ann. de Paléontologie*, t. XXXVII, pp. 135-152.

— 1961 — Traité de Paléontologie. Paris, Masson, t. VI, vol. 1, pp. 1-1138.

— 1962 — L'encéphale de *Viverravus angustidens*, Miacidé des phosphorites du Quercy. *Ann. de Paléontologie*, t. XLVIII, pp. 165-175.

Russell (D. E.) 1964 — Les Mammifères paléocènes d'Europe. *Mém. Mus. Nat. Hist. Nat.*, sér. C, t. XIII, pp. 1-324.

Scott (W. B.) 1888 — On some new and little known Creodonts. *Jour. Acad. Nat. Sci. Philadelphia*, vol. 2, sér. 9, pt. 2, pp. 155-185.

Sioogneau (D.) 1959 — Contribution à l'étude du télencéphale des « Elapholdes » (Elapholdea Frechkop 1948). *Mammalia*, t. XXIII, n° 4, pp. 477-526.

Simpson (G. G.) 1933 — Braincasts of *Phenacodus*, *Notostylops*, and *Rhyphodon*. *Amer. Mus. Nov.*, n° 622, pp. 1-19.

— 1937 — Skull structure of the Multituberculata. *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.*, vol. 73, art. 8, pp. 727-763.

Sisson (S.) et Grossman (J. D.) 1953 — The anatomy of the domestic animals. Philadelphia and London, Saunders, pp. 1-972.

Van Valen (L.) — The origin and status of the mammalian order Tillodontia. *Journ. of Mammalogy*, vol. 44, n° 3, pp. 364-373.

Voris (H. C.) et Hoerr (N. L.) 1932 — The hindbrain of the opossum, *Didelphis virginiana*. *Journ. Comp. Neurology*, vol. 54, pp. 277-355.

Whitmore (F. C.) 1953 — Cranial morphology of some Oligocene Artiodactyla. *U.S. Geol. Surv., Prof. Pap.*, vol. 243-H, pp. 117-160.

Source : MNHN, Paris

TABLE DES MATIÈRES

INTRODUCTION. 1

DESCRIPTIONS. 3

Arctocyon. 3

Arctocyonides 11

Pleuraspidotherium. 17

COMPARAISONS. 23

Introduction 23

Marsupiaux. 24

Insectivores. 26

Phenacodus 27

Hyracotherium. 28

Ongulés-Carnivores. 28

CONCLUSION. 32

Achevé d'imprimer le 15 novembre 1965.

Printed in France. *Le Directeur-Gérant* : prof. CHABAUD

58493. — Imp. LAHURE, 9, rue de Fleurus, Paris (6e).
Dépôt légal : 3e trimestre 1965.

BIBL. DU MUSEUM D'HIST. NATUR.

Source : MNHN, Paris

PLANCHES

Source : MNHN, Paris

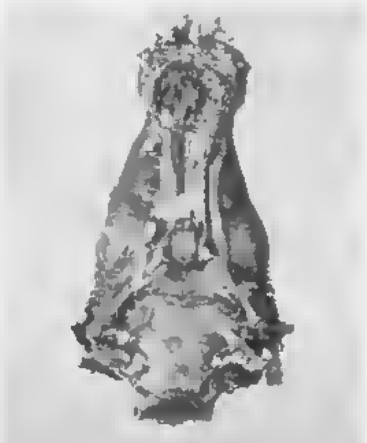
1

2

3

4

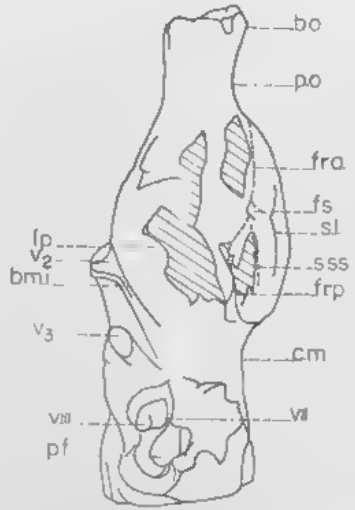
5



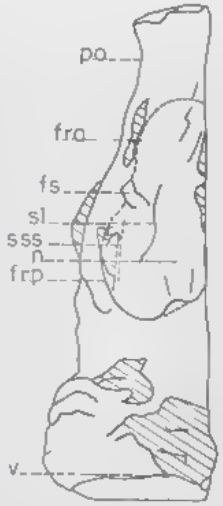
6

Source : MNHN, Paris

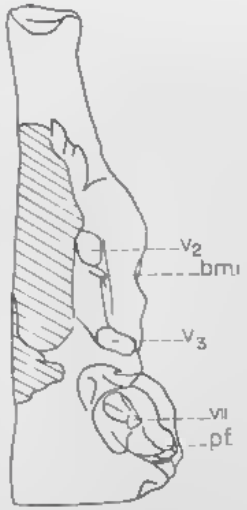
Arctocjon primaevus CRL 956 (A1)



1 Vue latérale.



2 Vue dorsale.



3 Vue ventrale.

b.m.i., brauche de l'artère maxillaire interne; b.o., bulbe olfactif; c.c., canal condyloïde; c.i., carotide interne; c.m., cerveau moyen; c.q., corps quadrijumeau; f.p., *fissura prima*; f.r.a., fissure rhinale antérieure; f.r.p., fissure rhinale postérieure; f.s., fosse sylvienne; hyp., hypophyse; l.p., lobe piriforme; m.o., *medulla oblongata*; n., néopallium; p.c., processus clinoïdes; pf., parafloculus; p.o., pédoncule olfactif; s., sinus; s.c., canal sinusaire; s.l., sillon latérat; s.l.d., sinus longitudinal dorsal; sn.l., sinus latéral; sn.o., sinus occipital; sn.t., sinus transverse; s.p.s., sinus pétreux supérieur; s.ss., sillon suprasylvien; t.c.-o., trou cranio-orbitaire; t.d.a., trou déchiré antérieur (III, IV, V_1, VI); t.d.m., trou déchiré moyen; t.d.p., trou déchiré postérieur (IX, X, XI); t.e., trou ethmoïdien; t.h., trou hypoglosse (XII); t.o., trou ovale (V_3); t.op., trou optique (II); t.p.-g., trou post-glénoïdien; t.r., trou rond (V_2); v.e., vaisseaux ethmoïdiens; v., vermis; v.m., veine mastoïde; v.n., vaisseau nourricier; v.pg., veine post-glénoïde; VII, nerf facial; VIII, nerf auditif; XII, nerf hypoglosse.

Tous échantillons × *1.*

Didelphis virginiana

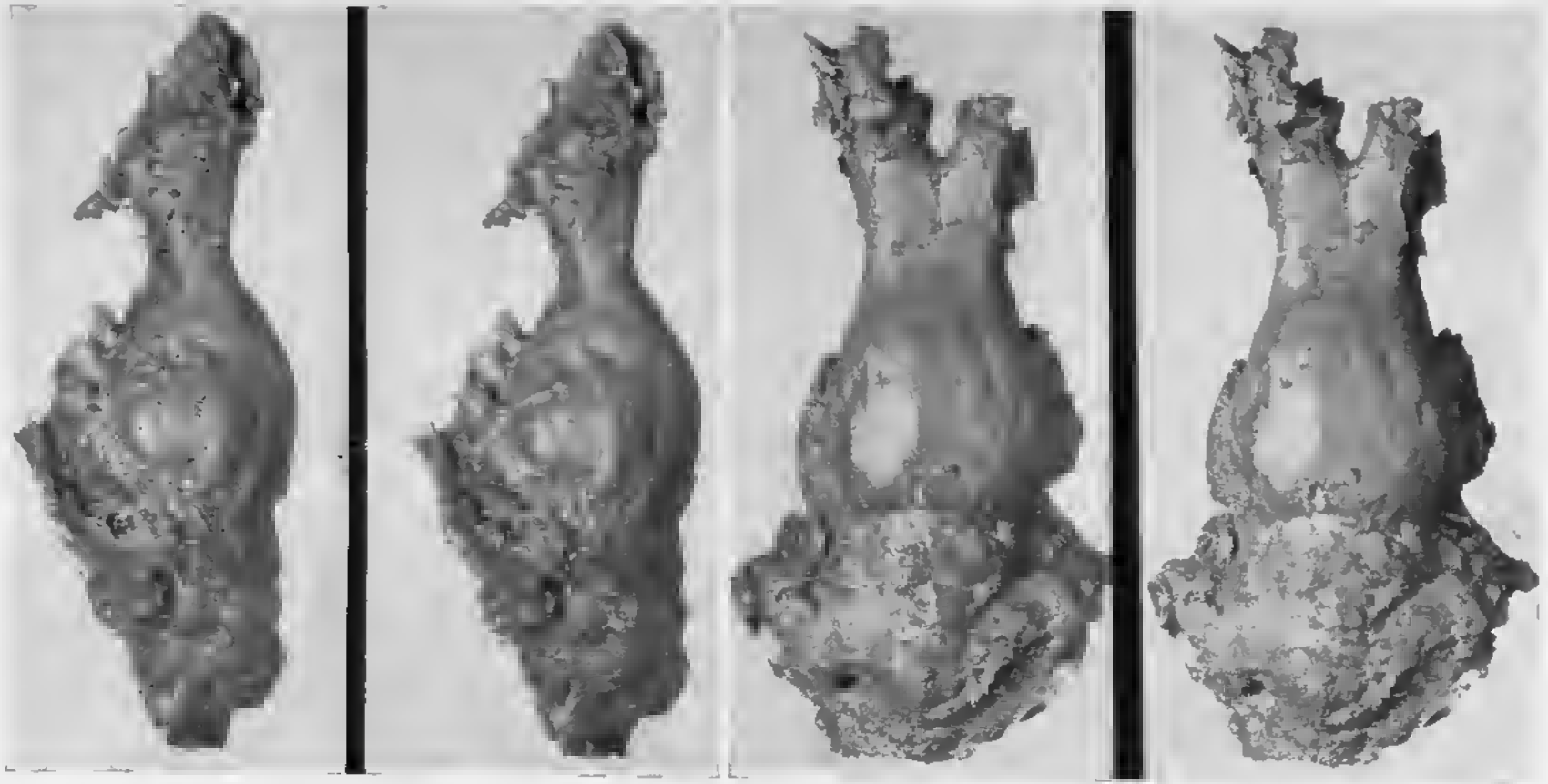
4 Vue latérale.

5 Vue dorsale

6 Vue ventrale.

BIBL. DU

Source : MNHN, Paris

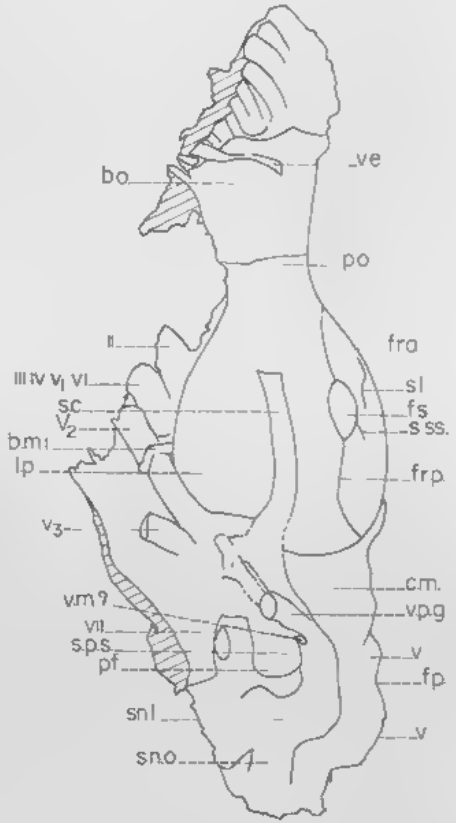


1

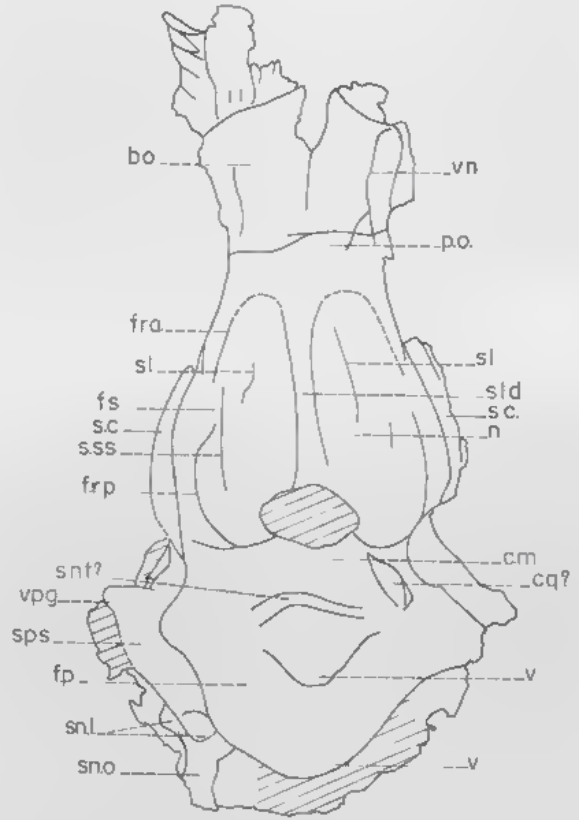
2

Source : MNHN, Paris

Arctocyon primaevus CR 700 (A_2)



1 Vue latérale.



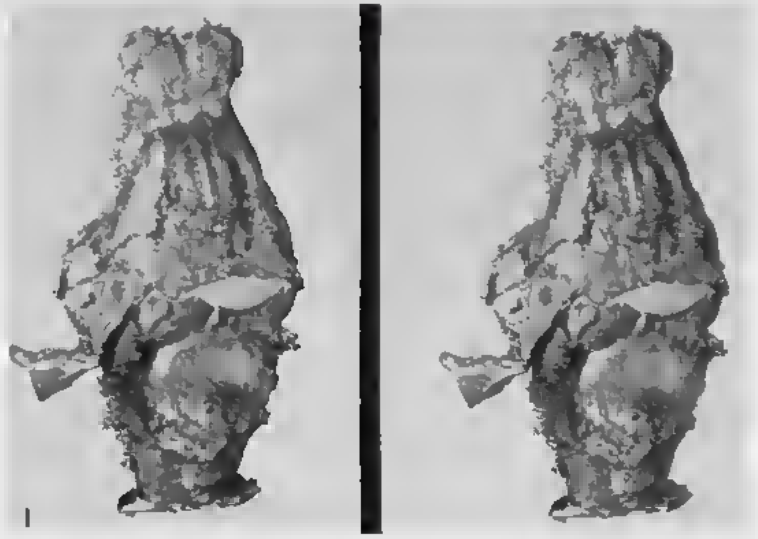
2 Vue dorsale.

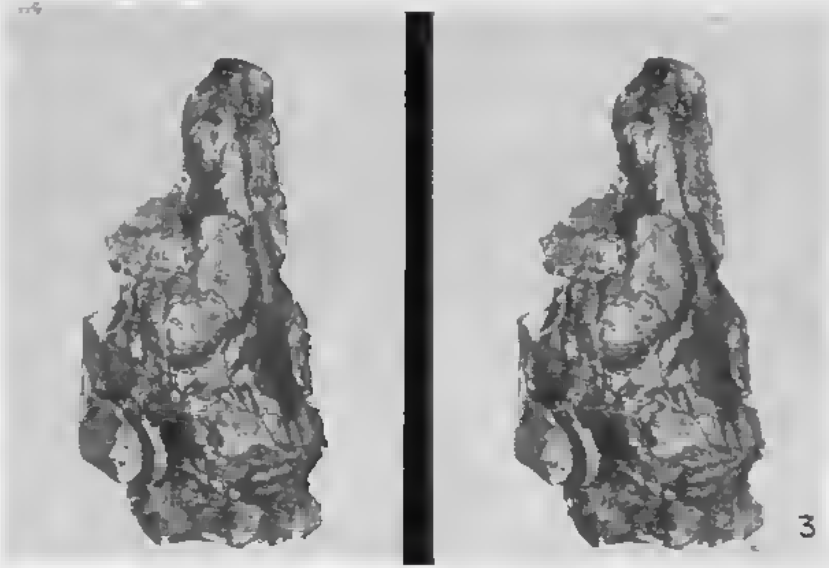
Abréviations comme pour la planche I.

Tous échantillons × *1.*

BIBL. DU MUSEUM D'HIST.

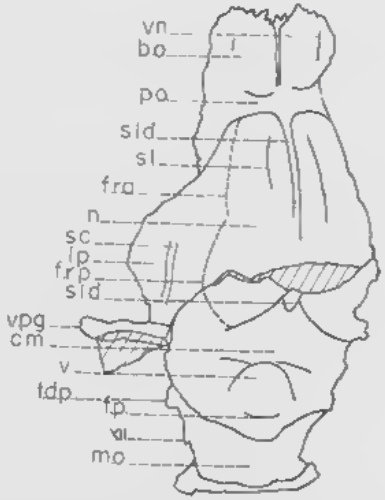
Source : MNHN, Paris



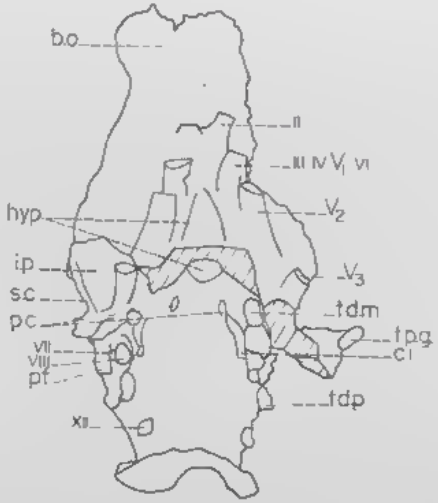


Source : MNHN, Paris

Arctocyonides arenae CR 733

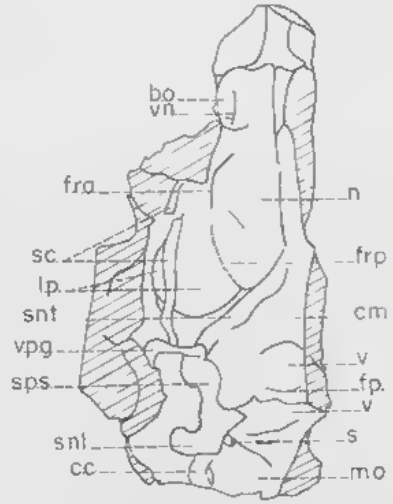


1 Vue dorsale.

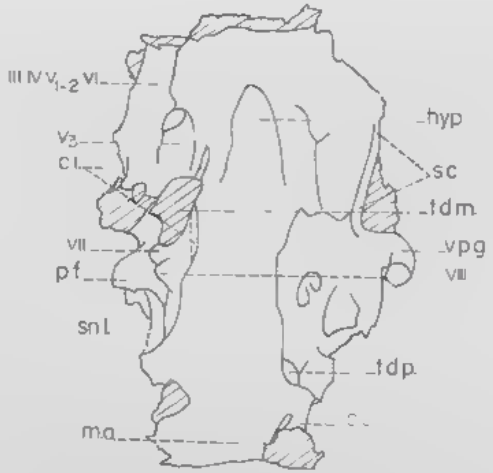


2 Vue ventrale.

Pleuraspidotherium aumonieri



3 Vue dorsale de CRI. 252.



4 Vue ventrale de CR 963.

BIBL. DU MUSEUM D'H. NAT.

Abréviations comme pour la planche I.

Tous échantillons × 1.

Source MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris